Mü 4(4)

DAS ACCESSORISCHE CHROMOSOM IN SPERMATOGENESE UND OVOGENESE DER ORTHOPTEREN, ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER REDUKTION

INAUGURALDISSERTATION

DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN ZUR ERLANGUNG DER WÜRDE DES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

VORGELEGT

ACAD. LUDOVIC. BIBL.

VON

PAUL BUCHNER
AUS NÜRNBERG

TAG DER MÜNDLICHEN PRÜFUNG: 5. MÄRZ 1909

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1909

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548314_0087

Inhalt.

Seite

Einleitung 2
Spezieller Teil 3
I. Die Spermatogenese von *Oedipoda* 3
1. Material und Methoden 3
2. Vermehrungsperiode (Spermatogonien) 4
3. Die Spermatocyte bis zum Beginn der Auflösung des Bukettstadiums 9
4. Das accessorische Chromosom bis zur Auflösung des Bukettstadiums 16
5. Ausbildung der Tetraden 23
6. Die Reifeteilungen 25
7. Das accessorische Chromosom während der Tetradenbildung und den Reifeteilungen 33
8. Die Spermatiden 36
II. Die Ovogonese von *Gryllus* 38
1. Material und Methoden 38
2. Bau des Ovariums 39
3. Ovogonienteilungen 41
4. Das Bukettstadium und die Tetradenbildung 46
5. Auflösung des Buketts und Bildung des Eikerns 49
Allgemeiner Teil 51
1. Kernplasmarelation und Geschlechtszelle 51
2. Konjugation der Chromosomen 62
3. Doppelwertigkeit des Chromatins und Geschlechtszelle 63
4. Die Theorien von der geschlechtsbestimmenden Funktion des accessorischen Chromosoms 69
5. Die trophische Natur des accessorischen Chromosoms 75

Einleitung.

Die letzten Jahre haben auf dem Gebiete der Spermatogenese und Ovogenese eine Reihe neuer Erscheinungen zutage gefördert, die interessante theoretische Erklärungsversuche im Gefolge hatten. Durch sie ist frisches Leben in die Untersuchung der Reifungsvorgänge gekommen, die bei vielen Forschern wegen der kleinlichen Haarspaltereien früherer Jahre etwas in Mißkredit geraten war, und heute steht dieses Gebiet mehr denn je unter denen, die unsre allgemeinsten Vorstellungen über die Zelle in erster Linie bestimmen müssen.

Man denke an die Theorie der Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, an die Frage nach den verschiedenen Heterochromosomen und ihrer geschlechtsbestimmenden Funktion, an die Ideen, zu denen die Anwendung der Kernplasmarelationstheorie R. Hertwigs auf die Reifungserscheinungen Anlaß gegeben hat, und man entrollt eine Fülle der Probleme. — Die vorliegende Untersuchung ging von dem Wunsch aus, die morphologischen Grundlagen dieser Theorien und damit den Grad ihrer Berechtigung aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Insbesondere aber war es das rätselhafte accessorische Chromosom, das in den Kreis der Betrachtungen gezogen werden sollte. Als günstige Objekte boten sich hierzu eine Reihe von Orthopteren, unter denen in erster Linie *Oedipoda* gewählt wurde. Teils günstiger in bezug auf die Größe der Elemente, teils ungünstiger waren die daneben untersuchten *Pezotettix pedestris*, *Psophus stridulus*, *Decticus verrucosus*, *Locusta viridissima*, *Acridium aegyptium*. Hin und wieder wurden außer diesen auch *Gryllus campestris* und *Gryllotalpa vulgaris* herangezogen. Obwohl, wie gesagt, die Oedipodiden ein treffliches Material zum Studium der Samenentwicklung abgaben, bot sich betreffs des accessorischen Chromosoms im allgemeinen doch nur das schon bekannte Schema, allerdings mit den interessanten Modifikationen, die bisher nur für *Blatta* bekannt waren.

Um so angenehmer war ich überrascht, in der Ovogenese von *Gryllus campestris* einen Körper zu finden, der einem accessorischen Chromosom analog ist und die bisherigen diesbezüglichen Anschauungen in beträchtlichem Maße zu modifizieren zwingt.

Auf solche Weise erklärt sich die vorliegende enge Aneinanderreihung der Spermatogenese der Oedipodiden und der Ovogenese einer Gryllide.

Bevor ich jedoch zum speziellen Teil der ersteren übergehe, obliegt es mir, eine angenehme Dankesschuld abzutragen gegenüber meinen beiden Lehrern, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Rich. Hertwig und Herrn Privatdozent Dr. R. Goldschmidt, denen ich in gleichem Maße reiche theoretische wie praktische Anregungen verdanke, die dieser Arbeit zugute kamen. Zu besonderem Dank bin ich Herrn Dr. R. Goldschmidt verpflichtet durch den Hinweis auf die interessante Frage nach dem accessorischen Chromosom und die stete freundliche Unterstützung mit der nötigen Literatur.

Spezieller Teil.

I. Die Spermatogenese von Oedipoda.

1. Material und Methoden.

Über die Gewinnung und Konservierung des Materials ist wenig zu sagen. Die Tiere wurden während der Monate August und September, also während des Höhepunktes ihrer Brunstzeit an sonnigen Hängen um Darmstadt und Nürnberg in Menge gefangen. Die Präparation des ansehnlichen unpaaren Hodens ist eine so einfache, daß die Organe unmittelbar aus dem Leben in die verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten gebracht werden konnten. Als solche wurden mit gutem Erfolg Carnoy und Zenker, — letzteres wurde auf etwa 60° erwärmt — angewendet. Daneben wurde starkes Flemmingsches Gemisch und konz. Sublimatlösung benutzt, was jedoch beides weniger gute Resultate lieferte. Die Weiterbehandlung war die übliche, nach Zenker ein 24stündiges Wässern mit darauf folgender Jodbehandlung. Als Färbungen für die in Schnitte von 5 μ und 7,5 μ Dicke zerlegten Organe reichten Eisenhämatoxylin, Delafieldsches Hämatoxylin, Boraxkarmin als Kontrollfärbung mit darauf folgender Bleu de Lyon-Färbung völlig aus. Mit Vorteil wurde ferner die Obstsche Nucleolenfärbung verwendet, die ich hier empfehlen möchte; eine Boraxkarminfärbung mit darauf folgender Methylgrüntinktion. Es bot sich darin ein Mittel, auf gewissen Stadien das accessorische Chromosom distinkt zu färben. Während die gewöhnlichen Chromatinfäden rot bleiben, erhält dieses und dichte chromatische Nucleolen beim richtigen Grad der Differenzierung einen blauvioletten Ton. Echte Nucleolen dagegen weisen eine blaßrote Färbung auf.

Der Hoden besteht aus einer Reihe dicker Schläuche, die parallel verlaufend einander dicht anliegen. Das stumpfe hintere Ende nehmen

bei meinem Material nur noch wenig Spermatogonien ein; die Zonen des Wachstums und der Reifeteilungen sind dagegen von einer völlig ausreichenden Ausdehnung. Den übrigen größten Teil nehmen Spermatiden und vor allem Spermatozoen, vermischt mit großen Mengen plasmatischer und chromatischer Abfallsprodukte ein; letztere finden sich natürlich auch in dem Ausführungsgang, der die Enden der Hodenschläuche sammelt. Die klare, zonenweise Anordnung, die sich auf alle Details der Entwicklung erstreckt, erleichtert bei günstigen Längsschnitten die genaue Seriierung der Stadien selbstverständlich sehr.

2. Vermehrungsperiode (Spermatogonien).

So notwendig ein eingehenderes Studium dieser meist recht kurz abgetanen Periode auch erscheint, konnte dies an dem mir vorliegenden Material doch nicht in dem notwendigen Umfange geschehen. Wie schon erwähnt, fanden sich nur in den allerletzten Enden der Schläuche in recht geringer Anzahl Spermatogonien. Dazu kam noch, daß diese häufig mit degenerativen Elementen durchsetzt waren. Aus solchen Gründen gelang es nicht, die Zahl der Vermehrungsteilungen festzustellen und ein eingehenderes Bild von den chromatischen Veränderungen im Laufe der einzelnen Teilungen zu bekommen.

Die von ihrer letzten Teilung am weitesten entfernten Spermatogonien, die zu finden waren, sind beträchtlich große Elemente, die immer nur in geringer Anzahl beieinanderliegend von einem Kranz von Follikelzellen umgeben werden. Die chromatische Substanz erfüllt den unregelmäßig ovalen, oft an einer Stelle etwas eingedrückten Kern in Form von feinen Granulis, die einem achromatischen Reticulum eingelagert sind. Geringe Spuren von Mitochondrien und hin und wieder ein runder Spindelrestkörper, der begierig Eosin oder Bleu de Lyon annimmt, sind die wenigen Charakteristika des Plasmas, in dessen Struktur ich durchweg den Ausdruck eines wabigen Aufbaues erkenne. Eine Besonderheit der Kerne sind noch die chromatischen Nucleolen, die sich z. B. in Fig. 1 gegenüberliegen.

Vielleicht der nächsten Generation mögen die beiden Zellen der Fig. 2 angehören; ihre geringere Größe läßt dies vor allem wahrscheinlich erscheinen. Auch sie besitzen den oben erwähnten Nucleolus, aber das übrige Chromatin ist noch nicht zu völliger Ruhe zurückgekehrt. Es weist in der Anordnung seines zur gemeinsamen Zellgrenze senkrecht ziehenden körnigen Balkenwerkes noch auf die Lagerung der Tochterchromosomen zurück. Über die hierzu gehörige

Äquatorialplatte gibt uns Fig. 3 Aufschluß. Um einen freien Hof sind die Chromosomen kreisförmig angeordnet. Auf den ersten Blick fallen vor allem die bedeutenden Größenunterschiede derselben auf, eine Erscheinung, die bekanntlich für viele Orthopteren typisch ist. Zu weitgehenden theoretischen Erörterungen hat in letzter Zeit die Angabe amerikanischer Forscher (Sutton, Wilson) geführt, daß in solchen Äquatorialplatten je zwei Chromosomen die gleiche Größe besitzen. Es sei deshalb bereits hier betont, daß bei den mannigfachen mir vorliegenden Objekten eine Einordnung in zwei solche homologe Sortimente nicht gelang, vorausgesetzt, daß der Willkür nicht allzuweite Schranken gesteckt werden; dazu kommt allerdings, daß in den Äquatorialplatten der Oedipodiden immer einige Chromosomen von andern teilweise überdeckt werden und so eine genaue Zeichnung ihrer Kontur recht erschweren. Mit Sicherheit läßt sich nur die Zahl angeben, die 23 beträgt. Nur sie ist in zwei verschiedenen Mitosen konstant, während man, was Größenverhältnisse der Chromosomen betrifft, bei aufmerksamem Vergleich zweier Äquatorialplatten stets nicht unbedeutende Differenzen konstatieren kann. Man vergleiche beispielsweise die kleineren Chromosomen in der eben besprochenen Zelle (Fig. 3) mit den entsprechenden der Fig. 10, die einer späteren Spermatogonienteilung angehört und deshalb kleiner ist!

In der ungeraden Zahl 23 haben wir den ersten sicheren Hinweis auf das Vorhandensein eines accessorischen Chromosoms zu sehen; es ist aus verschiedenen Gründen allerdings wahrscheinlich, daß wir demselben bereits in dem Chromatinnucleolus der ruhenden Spermatogonien begegnet sind, insbesondere läßt die in der Regel symmetrische Lage des Körpers in je zwei Tochterzellen auf eine stattgehabte Teilung beider schließen, beweisen läßt sich dies jedoch kaum. Auch in den Äquatorialplatten können wir nicht sagen, welches Chromosom das accessorische ist, wir sind nur in der Lage, den Reifeteilungen zufolge festzustellen, daß es von einem der größten Chromosomen repräsentiert wird.

In der frühen Telophase dieser Mitosen setzt eine Erscheinung ein, der wir noch unsre Aufmerksamkeit schenken müssen. Wenn die Chromosomen an die Pole gerückt sind, spannt sich ein Faserbündel zwischen den beiden zukünftigen Tochterkernen aus, das in der Mitte von der Zellplatte durchsetzt wird. Das Plasma ist verhältnismäßig reich an Mitochondrien (Fig. 6). An den im Schnitt günstig getroffenen Tochterchromosomen können wir um die frei

nach der Zellplatte schauenden Chromosomen schmale weiße Höfe konstatieren; mit der fortschreitenden Auflockerung der Chromosomen werden diese Höfe deutlicher. In den von der Seite und von oben gesehenen Telophasen der Fig. 4 und 5 sind dieselben bereits mehr von einander getrennt, erscheinen je in einem isolierenden Flüssigkeitsbläschen liegend. Dabei ist es natürlich, daß, wo die Bläschenwände sich drängen, sie nur schwer zu beobachten sind. Günstige Anschnitte (Fig. 7) stellen daher die Erscheinung am einwandfreiesten dar. Typisch sind ferner schräg geschnittene Zellen, die einen morulaartigen Haufen von Chromosomen und Chromosomenstücken mit ihren Teilbläschen enthalten.

Eine genaue Feststellung, wie lange diese Isolierung der Chromosomen zwischen zwei Vermehrungsteilungen aufrechterhalten bleibt, gelang nicht, es scheint mir jedoch, daß sie desto deutlicher ausgeprägt wird, je weiter das Spermatogonium von der Spermatocyte entfernt ist.

Es ist nicht das erstemal, daß diese eigentümliche Erscheinung beschrieben wird. In Spermatogonien gibt sie Bütschli einmal für *Blatta* an, Sutton schildert sie ausführlich im Hoden von *Brachystola magna* (1902), bei ihm sind Zeichnungen und Photogramme zu finden, die mit meinen Bildern völlig übereinstimmen. Für ein drittes Orthopteron ist Otte (1907) der Gewährsmann. Er findet bei *Locusta* eine völlige Aufrechterhaltung der Chromosomentrennung von einer Spermatogonienteilung zur andern; allerdings zeichnet er keine scharf konturierten Bläschen, wie Sutton und ich sie fanden, aber durchweg helle Höfe um die Chromosomen, innerhalb derer sie körnig zerfallen und wieder verdichtet werden. Da mir die Erscheinung auch bei einigen andern Orthopteren begegnet ist, scheint sie demnach in dieser Gruppe nicht selten vorzukommen.

Da Sutton und Otte aus diesen Tatsachen die naheliegenden Schlüsse für die Rabl-Boverische Individualitätslehre ziehen, scheint eine eingehendere Analyse dieser Vorgänge geboten.

Bei genauerem Zusehen bieten sich zunächst eine ganze Reihe analoger Erscheinungen. Wenn wir von den Fällen absehen, die schon Bütschli (1876) für *Nephelis*, *Limnaeus*, *Succinea* u. a. beschreibt, ist alles hierher zu rechnen, was man seit Böhms Untersuchungen am *Petromyzon*-Ei (1888) mit Karyomeriten bezeichnet. Es sei beispielsweise auf Nekrassoffs Schilderung der Vorgänge im Ei von *Cymbulia Peronii* (1903) hingewiesen, wo jedes Chromosom unregelmäßige Form annimmt, ein Flüssigkeitsbläschen ausscheidet,

in diesem sich allmählich auflöst und einen regelrechten kleinen Kern mit eigner Membran bildet, aus dem durch späteres Zusammenfließen mit den übrigen Teilkernen der Eikern wird. In gleicher Weise schildert Goldschmidt bei *Polystomum* (1902) und *Zoogonus* (1905) den Zerfall in Teilkerne beim Eikern, Spermakern und Furchungskern; im ersteren Fall stellt das spätere Chromosom zwei oder mehr Nucleolen im Kernfragment dar, im zweiten handelt es sich um reticulär aufgelöstes Chromatin. Goldschmidt (1902) sieht in der mit der Karyomeritenbildung zweifellos Hand in Hand gehenden Vergrößerung der Kernoberfläche und der dadurch bedingten Steigerung der Stoffwechselvorgänge den Zweck der Erscheinung. Unbeschadet dieser Ansicht kann jedoch die andre Möglichkeit einer phylogenetischen Deutung daneben bestehenbleiben, wie sie Häcker (1900) auf Grund seiner Ätherexperimente an *Cyclops*-Embryonen erschließt. Er glaubt, daß man aus der Fähigkeit jedes Chromosoms, einen Teilkern zu bilden, schlußfolgern kann, daß der Kern, zunächst der Furchungskern des Metazoeneies, ursprünglich ein Kompositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Kernbläschen dargestellt habe. Zu ungefähr der gleichen Ansicht sind Spuler (1900) und Montgomery (1905) geführt worden. Bei letzterem ist auch ein, wenn auch nicht vollständiges, so doch sehr umfangreiches diesbezügliches Literaturverzeichnis zu finden. Nach der gleichen Richtung weisen moderne Befunde an Protozoen.

Man hat aus diesen Verhältnissen in den Spermatogonien der Orthopteren, wie erwähnt, den Rückschluß auf die Phylogenie des Metazoenkerns gemacht. Kann nun daneben noch eine Inanspruchnahme der Vorgänge für die Individualitätslehre bestehen? Ich glaube nicht, denn die moderne Protozoenforschung bringt uns Fälle, in denen nicht nur jedes Chromosom, wie bei *Oroscena*, sondern jeder unorganisierte Chromidialbrocken einen Kern zu bilden vermag. In ganz ähnlicher Weise, wie beispielsweise oben Nekrassoff beschreibt Bott (1906) das Entstehen von bläschenförmigen Kernen aus Chromidien von *Pelomyxa*. Hier haben wir prinzipiell den gleichen Vorgang, aber niemand würde daraus auf eine Individualität einzelner Chromidialbezirke schließen wollen. Ebensowenig glaube ich, daß Otte und Sutton in den bewußten Fällen recht gehen, wenn sie darin Stützen der Individualitätslehre sehen; ich halte es für richtiger, darin lediglich den Ausdruck der Fähigkeit des Chromatins und damit auch des Chromosoms zu sehen, Teilkerne bzw. Kerne zu bilden.

Daß häufig Spermatogonien degenerieren, haben wir schon erwähnt. Die Degeneration hat stets den Charakter der pyknotischen. Verklumpung des Chromatins und Zerfall in einzelne Brocken ist häufig zu beobachten. Dabei wird das Plasma entweder homogen (Fig. 15), oder es wird besonders stark vacuolisiert. Dann liegen in den Knotenpunkten des Maschenwerkes zahlreiche chromatische Körnchen (Fig. 16, 17).

Wir haben gesehen, daß das accessorische Chromosom bei *Oedipoda* während der Ruhestadien des Kerns nicht zu identifizieren war. Wir wollen im folgenden, um das Bild zu vervollständigen, noch einige Stadien aus der Spermatogenese von *Decticus verrucosus* heranziehen. Hier können wir das accessorische Chromosom in den Spermatogonien schon frühzeitig erkennen. Zugleich tritt uns hier in verstärktem Maße die Autonomie der Chromosome gegenüber dem Kern entgegen. Während ich bei *Oedipoda* keinen Zerfall der Chromosomen innerhalb ihrer Bläschen fand, sind bei *Decticus* Bilder, wie Fig. 83, die Regel. Dichte Körnerhaufen werden durch plasmatische Streifen voneinander getrennt und scheinen tatsächlich, wie dies Otte angibt, sich bis zur nächsten Mitose nicht zu vermengen. Nur ein einziges Chromosom, das größte im Schnitt, ist nicht zerfallen; lediglich in der rauhen Oberfläche ist eine Andeutung daran zu finden, daß die Zelle sich in einem Stadium funktioneller Tätigkeit befindet — das beträchtlich große accessorische Chromosom des Tieres. Die hierzu gehörige Äquatorialplatte gibt Fig. 82. Das Heterochromosom ist als das größte mit ziemlicher Sicherheit zu bestimmen. Es liegt zusammen mit den übrigen größeren Chromosomen wie ein Kranz um ein centrales Feld, das von sehr kleinen drehrunden Chromosomen eingenommen wird; man zählt leicht 16 kleine runde und 15 größere, also 30 normale und 1 Heterochromosom. Die eigentümliche Anordnung der Größe nach ist für viele Orthopteren charakteristisch, Otte hat sie z. B. in ähnlicher Weise für sein nahverwandtes Objekt angegeben. Die Erklärung der Lagerung als der in bezug auf Raumverteilung am ökonomischsten liegt auf der Hand. Von einer paarweisen Seriierung der Elemente möchte ich aber auch hier absehen, obwohl die Zahlen 16 + 14 im ersten Augenblick etwas nach dieser Hinsicht Bestechendes haben.

Die Spermatogonien dieses Tieres führen uns noch eine weitere wichtige Tatsache besonders klar vor. Vergleichen wir das Spermatogonium Fig. 83 mit der ganz jungen Spermatocyte Fig. 84, so fällt der beträchtliche Größenunterschied der beiden Zellen auf. Die da-

zwischenliegenden Zonen lehren, daß diese Verkleinerung ganz allmählich im Laufe der einzelnen Vermehrungsteilungen vor sich geht. Das gleiche finden wir bei *Oedipoda* wieder, wenn wir Fig. 1 neben Fig. 12 stellen, die eine Spermatocyte vor dem Einsetzen der Wachstumsperiode darstellt, oder die Fig. 6 neben Fig. 11. Das Studium der Literatur lehrt, daß wir es hier mit einem fast ausnahmslosen Vorkommnis zu tun haben, wenn auch die Autoren oft nicht darauf geachtet haben und lediglich ihre Bilder dafür sprechen. Wir dürften nicht fehlgehen, wenn wir mit R. Hertwig diese Verkleinerung auf die Schnelligkeit der Vermehrungsteilungen zurückführen. Die Zelle findet nicht die Zeit, ihren Plasmaleib durch ein anhaltenderes funktionelles Stadium zu vergrößern. Als eine Folge gewissermaßen überhasteter Teilungen möchte ich auch die häufige unvollkommene Kernbildung angesehen wissen, der wir begegnet sind. Auch sie hat sicherlich eine Herabsetzung der funktionellen Beziehungen zwischen Kern und Plasma zur Folge, die das Wachstum bestimmen. Theoretische Erörterungen werden uns später wieder auf diese Dinge zurückbringen.

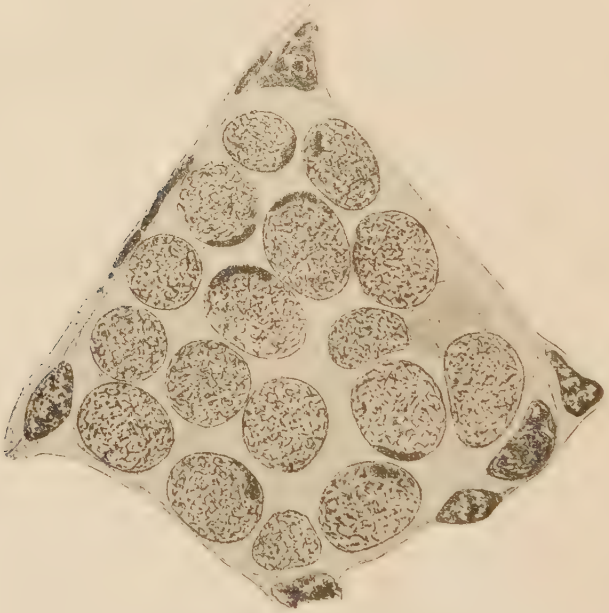
3. Die Spermatocyte bis zum Beginn der Auflösuug des Bukettstadiums.

Auf die Periode der Vermehrungsteilungen und der Verkleinerung der Zelle folgt die des Wachstums und der Reifeteilungen. Wir wollen die Erscheinungen, die sich während dieser Wachstumsperiode abspielen, zunächst nur, soweit sie die normalen Chromosomen betreffen, im Zusammenhang schildern und dann erst die gleichzeitig verlaufenden Schicksale des accessorischen Chromosoms behandeln. Den Ausgangspunkt bietet die Zelle, die eben aus der letzten Spermatogonienteilung hervorging. Wir haben gefunden, daß sie beträchtlich kleiner wurde, als es die Zellen waren, von denen sie abstammt. Aber wir haben uns nicht gefragt, ob diese Verkleinerung eine für Kern und Plasma proportionale war oder nicht. Es ist dies eine für spätere theoretische Auseinandersetzungen wichtige Frage. Die scheinbar exakteste Methode, sie zu beantworten, die vergleichende Messung, scheint mir bei polygonalen Zellen zu einer recht unexakten zu werden. Ich halte sie an einem Objekt wie dem meinen für unausführbar. Wir sind also auf das schätzungsweise Vergleichen angewiesen. Soweit sich hierbei etwas konstatieren läßt, sind die Zellen durch die Vermehrungsteilungen mehr auf Kosten des Plasmas als auf die des Kerns verkleinert worden. Die Textfig. 1 gibt einen Follikel ganz junger Spermatocyten vor dem Einsetzen des Wachstums wieder.

Es scheinen hier tatsächlich die Kernvolumina ein unverhältnismäßiges Übergewicht über den dazu gehörigen Plasmateil zu besitzen. Dazu kommt, daß Fälle in der Literatur existieren, die die gleiche Tatsache im Extrem zeigen, z. B. F. Vejdovsky für Ovocyten von *Enchytraeus* (1908).

Die Kerne dieser Zellen sind oval. Anfangs ist die Lage und Form der Chromosomen in ihnen noch deutlich von der Telophase

Textfig. 1.



Follikel mit sehr jungen Spermatocyten von *Oedipoda*.

der letzten Spermatogonienteilung her zu beobachten. Jedes Chromosom hat eine körnige Konstitution bekommen; es zerfällt allmählich in Chromiolen, und zwar offenbart sich hier, daß diese in den Tochterchromosomen nicht bloß in zwei Längsreihen enthalten sind, wie dies — meines Wissens als der einzige — Montgomery (1906) für *Peripatus* angibt, sondern daß der Querschnitt eines Chromosoms eine viel größere Anzahl derselben aufweist. Diese Chromiolen wandern allmählich immer weiter auseinander in das sich bildende achromatische Gerüst und ordnen sich darin zu fädigen Gebilden um. Gleichzeitig kommt es zu einer Flüssigkeitsaufnahme des Kerns, die erst

diese Möglichkeit des Aufquellens der Chromosomen mit sich zu bringen scheint. Der Kern wird immer gleichmäßiger von dem Fadenwerk durchzogen, teilweise Verdichtungen, die immer noch auf die Chromosomen zurückgewiesen haben, verschwinden vollends: Der nun runde Kern ist von einem dichten Knäuel erfüllt (Fig. 13, 14, 18).

Es ist schwer, hier mit Sicherheit die Antwort auf die alte Frage zu geben, ob nun ein kontinuierliches Spirem vorliege oder ein Knäuel einzelner individualisierter Fäden oder gar ein Netzwerk. Letzteres scheint mir mit Sicherheit hier nicht der Fall zu sein (vgl. hierzu die Ovocyten von *Gryllus*, bei denen ich ein solches Netzwerk fand), das Wahrscheinlichste dünkt mich, daß einzelne Segmente, die je einem Chromosom entsprechen, zusammengeknäuelt sind. Im gleichen Sinne sprechen sich Otte (1907) für *Locusta*, Montgomery (1905) für *Syrbula* aus.

War der Aufbau dieses Stadiums bisher ein durchweg einheitlicher, so machen sich nun bald orientierende Kräfte bemerkbar. Von kaum wiederzugebenden Andeutungen einer Polarität führt eine ununterbrochene Kette von Stadien zu dem sogenannten Bukettstadium über. Während anfangs besonders die dem Pol abgewandte Gegend des Kerns ein wirres Durcheinander von feinen Fäden bot, kommt schließlich auch in diesen Teil Ordnung, und es kommt zu Bildern, wie Fig. 19 sie wiedergeben: zarte Fäden sitzen mit einem Ende an der Kernmembran, ziehen von da in den Kernraum und biegen mehr oder minder weit von der Anheftungsstelle entfernt wieder um, um sich mit dem andern Ende an derselben Stelle festzusetzen. Dabei scheint, von der Seite betrachtet, meist eine ganze Kugelhaube mit Schleifenenden besetzt zu sein, günstige Bilder auf diese Gegend von oben lehren jedoch, daß die Schleifen genau in einem Punkt der Membran zusammenlaufen (Fig. 36). Ob die ersteren Bilder nur durch etwas schräge Schnittführung entstehen, oder ob mit der Zeit eine Veränderung in der Stellung der Enden vor sich geht, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Doch kann ich die Ansicht nicht unterdrücken, daß das letztere der Fall ist, wenngleich die Literatur etwas Derartiges nicht kennt.

Die einzelnen Schleifen lassen durchweg eine achromatische Grundsubstanz erkennen, in die hintereinander die einzelnen Chromiolen, in die das Chromosom zerfiel, eingelagert sind (Leptotaenstadium). Auffallend ist, daß das festsitzende Ende der Schleifen in der Regel ein dickeres, bedeutend größeres Chromatinkörperchen besitzt.

Das Plasma ist unterdessen auch gewachsen. Die bisher recht spärlichen Mitochondrien vermehren sich gleichzeitig mit dem Bukettstadium beträchtlich. Größere unregelmäßige Schollen liegen neben feiner zerstäubten Körnchen, besonders dort, wo auch die größte Plasmaansammlung der Zelle ist, am Pol des Kerns. Da ich der später noch zu stützenden Ansicht bin, daß wir in den Mitochondrien aus dem Kern stammendes Chromatin zu sehen haben, so glaube ich, daß die oben erwähnten Endknöpfchen der Schleifen als der Ausdruck eines allmählichen »Ausschwitzens« des Chromatins infolge besonderer osmotischer Druckverhältnisse und vielleicht einer lokalen besonderen Permeabilität der Membran zu erklären sind (Fig. 19).

An eine genaue Zählung der Schleifen ist nicht zu denken, doch steht es für mich fest, daß bei weitem nicht die doppelte Zahl der Chromosomen, also 44, auf einem Querschnitt vorhanden ist. Ungefähr läßt sich die Zahl der zum Pol führenden Fäden viel eher auf 22 schätzen. Dies stimmt auch damit überein, daß wir in der nun folgenden doppelten Seriierung der Chromiolen einen Ausdruck der Längsspaltung des Fadens erblicken und nicht einer Verschmelzung zweier Fäden, die die Zahl der Schleifen auf die Hälfte reduzieren müßte.

Dieser Vorgang wird eingeleitet durch eine etwas stärkere Kontraktion der Schleifen. Die Chromiolen werden dadurch umfangreicher, und erst wenn sie eine bestimmte Größe erreicht haben, scheinen sie die Fähigkeit, sich in der Mitte einzuschnüren und durchzuteilen, zu bekommen. Stellen, an denen deutlich jedes Chromiol ein entsprechendes gegenüberliegendes besitzt, sind daher anfangs noch nicht allzu häufig (Fig. 36) — Diplotaenstadium.

Bei allen Orthopteren, die bisher in bezug auf ihre Spermatogenese untersucht worden waren, wurde eine solche Längsspaltung der Fäden beschrieben, wie wir sie hier für *Oedipoda* geschildert und für *Psophus*, *Gryllus*, *Decticus*, *Pezotettix*, *Acridium* gefunden haben.

Eine Ausnahme hiervon macht in der Literatur *Locusta viridissima*. Für sie gibt Otte (1907) eine Schilderung von der parallelen Konjugation je zweier Fäden, und unabhängig von ihm machen A. und K. E. Schreiner (1908) die kurze Bemerkung, daß sie bei dem gleichen Objekt eine Längskonjugation gefunden haben. Diese Angaben ließen eine Nachprüfung des Objekts nötig erscheinen. Hierbei stellte sich heraus, daß Otte vor allem dadurch zur Annahme eines parallelen Zusammenlegens der Fäden gekommen ist, daß er

das Vorhandensein eines regelrechten Bukettstadiums völlig übersah. Die Bilder, die die Konjugation beweisen sollen, sind tatsächlich ungünstig getroffene Bukettstadien — ungünstig für die Konstatierung einer unipolaren Anordnung der Schleifen, günstig für den Forscher, der nach einzelnen parallel verlaufenden Fäden sucht. Daß diese sich stets in solchen Kernen finden werden, ist selbstverständlich, und jedes Objekt, das ein Bukettstadium besitzt, kann solche Bilder liefern. Die Fig. 89—91 geben Bukettstadien von *Locusta* aus meinen Präparaten; es folgt demnach auch hier, genau wie bei unserm Objekte, auf eine gleichförmige Verteilung der Fäden in der jungen Spermatocyte ein leptotänes und dann ein pachytänes Bukettstadium. Es ist ganz unbegreiflich, daß Otte dies entgehen konnte, da er in seinen eigenen Bildern ohne Voreingenommenheit solche Stadien hätte finden müssen (vgl. dort Taf. XXXV, Fig. 19 und 27). Daß ihm gleichzeitig damit das für das accessorische Chromosom typische Verhalten entgangen ist, wird später noch zu erwähnen sein.

Hin und wieder degenerieren einzelne Follikel teilweise auf diesen Stadien. Den hierbei auftretenden Kernformen müssen wir einige Aufmerksamkeit widmen (Fig. 31—35), da sie oft nicht den gewöhnlichen Typus der pyknotischen Degeneration tragen, etwa wie der der Spermatogonien. In einer Reihe von Fällen besteht nämlich das leptotäne Kerngerüst ruhig weiter, nur ist der Verlauf der Fäden ein abnormer. Sie sind im Centrum zu einem Knäuel geballt, und von diesem gehen radiäre Stränge nach der Peripherie des Kerns, wo sie umbiegen und der Membran entlang laufen. Es ist dies ein Verhalten, wie es in zahlreichen Fällen als Synapsis beschrieben wurde, z. B. von Winiwarter (1900) oder Popoff (1907). Unter Umständen ist der Knäuel auch mehr nach der Peripherie des Kerns gedrängt, wie in Fig. 32, in der das accessorische Chromosom noch den Fortsatz, den wir später beim Bukettstadium beschreiben werden, getrieben hat. Dieses Vorkommen entspricht völlig dem Synapsisstadium des Eichhörnchens, das van Mollé (1907) abbildet (Fig. 6): Von einem wirren Fadenknäuel ziehen einzelne Fäden an die Membran, biegen dort um und münden wieder in den Knäuel. An einer Seite biegen sie jedoch nicht um, sondern endigen an der Membran, übrigens mit den gleichen Endknöpfchen, die wir im Bukettstadium von *Oedipoda* finden. An dieser Stelle treten außen Chromidien auf!

Den weiteren Gang der Degeneration zeigt Fig. 33. Das Chromatin ist verklumpt, die langgestreckten Brocken haben noch eine

polare Lage einzunehmen vermocht; dem accessorischen Chromosom ist die Bildung eines Fortsatzes diesmal nicht mehr geglückt, es liegt am distalen Teil des Kerns, merkwürdigerweise in eine eigene Vacuole eingebettet. Die Verdichtung vermag aber noch weiter fortzuschreiten; es kommen in den gleichen Follikeln Kerne vor, deren Chromatin zu einem völlig unstrukturierten Klumpen, der an der Peripherie liegt, geworden ist. In diesem Fall liegt das accessorische Chromosom, durch einen freien Kernraum getrennt von dem Derivat der normalen Chromosomen, ebenfalls an der Membran Fig. 34). Dieses Stadium muß unser Interesse erwecken, weil es wiederum einer nicht selten beschriebenen Synapsisform entspricht. Beispielsweise die Synapsis der Hemipteren wird von Gross (1904), Wilke (1906), Paulmier (1899) als eine kugelige Verklumpung des Chromatins, in der fast jede Struktur verloren geht, geschildert. Wie in dem vorliegenden Falle spielen dabei die Diplosomen — die unserm accessorischen Chromosom entsprechenden Gebilde — eine selbständige Rolle; sie treten, wenn sie überhaupt in den Klumpen eingegangen sind, bald wieder heraus und liegen, von ihm getrennt, an der Wand.

Den nächsten Schritt bedeutet die Auflösung der Kernmembran; wir haben schwarze Kugeln vor uns, die in einer oft recht spärlichen Plasmahülle liegen (Fig. 35).

Von Kunstprodukten kann in diesen Fällen nicht die Rede sein, da die aberranten Kernformen sich unmittelbar nebeneinander in den verschiedensten Stadien finden, und da selbst völlig normale Kerne zwischen ihnen liegen. Daß manches von den beschriebenen Stadien in den normalen Verlauf der Spermatogenese gehört, ist ebenso ausgeschlossen, da sich in den meisten Hoden gar nichts davon nachweisen läßt und die meisten Bilder allzu deutlich den Stempel des Degenerativen tragen. Es ist übrigens bei keinem Orthopteron im Hoden ein Stadium gefunden worden, das man als Synapsis[1]) bezeichnen könnte. Wir haben es vielmehr mit pathologischen Erscheinungen zu tun, über deren Ursachen uns die Größenverhältnisse vielleicht einige Auskunft geben können. Die Kerne erscheinen nämlich vielfach größer als die normalen Leptotänkerne und das Plasma unverhältnismäßig dürftig. Ich bin deshalb der Ansicht, daß

[1]) Ich denke bei Synapsis immmer nur an den Begriff, wie ihn Moore (1906 für eine starke, meist centrale Verdichtung des Chromatins aufgestellt hat, und halte es für das Beste, die Bezeichnung darauf zu beschränken und nicht auch für alles mögliche, z. B. für das Bukettstadium anzuwenden.

eine aus irgendwelchen Gründen vorhandene Gleichgewichtsstörung in dem Wachstum von Kern und Plasma den Anlaß zu diesen Erscheinungen gegeben hat, auf die uns die Diskussion des Synapsisstadiums noch einmal zurückbringen wird.

Wenn die Schleifen des Buketts alle in das Stadium des längsgespaltenen Fadens eingetreten sind, zeigen sich rasch die Anzeichen einer beginnenden Auflösung der polaren Anordnung. Die Enden mancher Schleifen ragen frei in den Kernraum, die Fäden werden dicker (Fig. 37). Solche Stadien sind es meistens — selten nur frühere —, die uns ein Phänomen zeigen, das neben dem Auftreten des Längsspaltes Licht auf die Zusammensetzung der künftigen Tetraden wirft. An günstigen Stellen wird ein querer Spalt sichtbar, der eine Schleife, soweit es sich erkennen läßt, genau in ihrer Mitte halbiert (Fig. 37). Die chromatische Substanz wird dann plötzlich unterbrochen und die achromatische Grundlage wird ein kurzes Stück weit sichtbar; eine Verwechslung mit zufälligen queren Rissen erscheint hierbei ausgeschlossen, wenn man die Schärfe der queren Schnittflächen der Fäden an den betreffenden Stellen und vor allem das Vorhandenbleiben des Plastins in Betracht zieht. Unsre schätzungsweise Zählung der Schleifen des Bukettstadiums, zusammengenommen mit den nun folgenden Beobachtungen über die Tetradenbildung, lassen den Vorgang nur so deuten, daß die Schleifen zwei mit zwei Enden verklebte und mit den andern zwei am Pol festgeheftete Chromosome darstellen. Das Auftreten des Querspaltes bedeutet also lediglich das wahrscheinlich durch die beginnende Kontraktion der Schleifen verursachte Sichtbarwerden einer schon längst vorhanden gewesenen Konstitution der Fäden.

Wenn wir uns die Frage stellen, wann die »Konjugation end to end« vor sich gegangen ist, bleibt uns für die Beantwortung nur das Knäuelstadium vor der Ausbildung einer polaren Orientierung. Es erscheint wahrscheinlich, daß gleichzeitig mit deren erstem Auftreten die Vereinigung der entsprechenden Enden stattgefunden hat.

In einer Reihe von Fällen ist dieser Querspalt bereits beschrieben oder doch wenigstens eine derartige Zusammensetzung postuliert worden. Montgomery fand ihn bei *Syrbula* und *Lycosa* (1905), Wassilief (1906) bei *Blatta*, Popoff (1907) in den Eizellen von *Paludina*, Goldschmidt, der für diesen Typus der Tetradenbildung von jeher eintrat, bei *Distomum* (1908). Bei Coleopteren konstatierte ihn Stevens (1905, 1906). Wilke, Sutton, Dublin, Foot und Strobell gehören neben andern ebenfalls hierher. Wir

selbst werden in dieser Untersuchung noch Gelegenheit haben, in Ovocyten von *Gryllus campestris* die gleiche Aufeinanderfolge von Längs- und Querspalt zu beschreiben.

Wenn die Auflösung des Buketts fortschreitet, liegen die sich gleichzeitig mehr und mehr verdichtenden Fäden kreuz und quer im Kern. Die Kontraktion macht nun oft den im allgemeinen nicht leicht aufzufindenden Querspalt überaus deutlich (Fig. 38). Das Plasma hat mit diesem Augenblick den Höhepunkt seines Wachstums erreicht, da die fortschreitende Verdichtung zur Tetrade offenbar die Beziehungen zwischen Kern und Plasma, die das Wachstum ermöglichen, in hohem Grade stört.

4. Das accessorische Chromosom der Spermatocyten bis zur Auflösung des Bukettstadiums.

Wir haben die Chromatinverhältnisse, wie sie sich von der letzten Spermatogonienteilung bis zur Auflösung des Bukettstadiums abspielen, verfolgt, ohne das Schicksal des accessorischen Chromosoms zu beschreiben, das wir bisher nur aus der Zahl 23, die sich in den Äquatorialplatten der Spermatogonien feststellen ließ, erschlossen haben. Erst nach der letzten Vermehrungsteilung tritt es bei *Oedipoda* so in die Erscheinung, daß es sich von den normalen Chromosomen unterscheiden läßt. Wenn die typischen Chromosome in der Parallelstellung, die sie von der letzten Mitose noch bewahren, körnig zerfallen, behält das accessorische Chromosom seine kompakte Beschaffenheit und seine scharfe Kontur bei. Dabei liegt es stets an der Membranseite des Kerns, der zu dieser Zeit eine ovale Form zeigt, senkrecht zur Längsachse des Kernbläschens (Fig. 12).

Eine Veränderung können wir erst an ihm wahrnehmen, wenn der Kern bereits beträchtlich an Größe zugenommen hat und von einem Knäuel feiner Fäden erfüllt ist. Es tritt dann ein querer Spalt an dem Körper auf, der in Form einer achromatischen Brücke einen etwas kleineren Teil von einem größeren abtrennt (Fig. 18). Zur Verfolgung der nun sich abspielenden interessanten Prozesse bedarf es einer gegenseitigen Ergänzung und eines steten Vergleichs von Eisenhämatoxylinpräparaten mit solchen, die mit der Obstschen Nucleolenfärbung tingiert wurden. Die ersteren decken die Feinheiten der Konturen auf, auf den andern lassen sich wenigstens einige Einblicke in die gleichzeitigen physiologischen Vorgänge tun.

Die beiden Teilhälften des Chromosoms rücken in der Folge weiter auseinander. Eine Zeitlang besteht noch eine fadenförmige

chromatische Verbindung zwischen ihnen, schließlich geht auch diese verloren und es finden sich im Kern zwei getrennte nucleolenartige Gebilde (Fig. 18, 24).

Mit der Ausbildung der polaren Anordnung der Kernschleifen setzt für die beiden Körper ein höchst merkwürdiger Vorgang ein. Der größere Teilkörper des accessorischen Chromosoms, den wir künftig kurz accessorisches Chromosom nennen wollen — im Gegensatz zu dem kleineren, den wir vorläufig mit Chromatinnucleolus bezeichnen werden —, und der beachtenswerterweise auch während des ganzen Aufquellungsprozesses des Kerns dicht an dessen Membran lag, schickt einen sehr fein auslaufenden Fortsatz nach dem gemeinsamen Pol der Kernschleifen. Die schon oben besprochene Fig. 36, die das Bukettstadium von oben zeigt, läßt deutlich erkennen, daß dieser Fortsatz — das übrige Chromosom ist nur verkürzt zu sehen — genau in das Centrum mündet, das für die zwölf Endigungen der Autosome vorhanden ist. Dabei kann, wie ein Vergleich zwischen Fig. 20 und Fig. 22 lehrt, das Chromosom mehr oder minder in die Länge gezogen und nach dem Pol zu verjüngt sein, ohne daß es möglich war, hier eine zeitliche Aufeinanderfolge festzustellen. Während der Kolben des Chromosoms stets seine scharfe Kontur aufweist, ist der Hals mehr oder minder unregelmäßig gerändert. Er kann sogar an seinen dünnen Stellen die eine oder andre quere Unterbrechung haben. Die Regel ist, daß der Fortsatz ebenso wie der Hauptkörper der Membran anliegt; einen hin und wieder zur Beobachtung gelangenden Ausnahmefall zeigt Fig. 28, wo das Chromosom, das an der Membran liegt, sich sehr plötzlich in einen gleichmäßig dünnen Faden verjüngt, der nun frei in einem Bogen durch den Kernraum führt und von da zum Orientierungspol der Schleifen.

Einen entsprechenden Vorgang können wir gleichzeitig bei dem Chromatinnucleolus beobachten, der von dem Chromosom stammt. Er bleibt meist frei im Kernraum liegen, gegenüber dem Pol und ziemlich weit von ihm entfernt. Trotzdem erreicht er ihn mittels eines langen Fortsatzes, den er aussendet. Schon in den leptotänen Kernen können wir beobachten, daß dem Nucleolus zunächst ein zweiter, rundlicher kleiner Körper ansitzt und daß an diesen sich ein chromatischer Faden anschließt, der aus einer Kette von allmählich nach dem Pol zu immer kleiner werdenden Partikelchen besteht, die einer achromatischen Grundlage eingelagert sind (Fig. 20). Es sei darauf hingewiesen, daß in der gleichen Figur accessorisches Chromosom und Chromatinnucleolus an genau der gleichen Stelle zusammentreffen

wie die ungespaltenen Fäden. Daß die Größenverhältnisse des primären Nucleolus und des ersten ihm aufsitzenden sekundären Nucleolus, wie wir den Körper bezeichnen können, der sich stets deutlich gegen die nächsten Glieder der Kette durch seine dichte Konsistenz und seine scharfe Kontur abhebt, beträchtlich variieren, können wir aus Fig. 22 ablesen, die den sekundären Nucleolus fast so groß zeigt wie den primären.

Noch einen Schritt weiter, und wir können den Fortsatz des ursprünglichen Chromatinnucleolus nicht mehr finden; das accessorische Chromosom mag noch mehr oder weniger lang fadenförmig auslaufen, aber außer ihm ist nur ein mit Eisenhämatoxylin tiefgefärbter Nucleolus zu finden, der entweder dem accessorischen Chromosom anliegt oder fern von ihm im Kern sich findet. Nur der sekundäre Nucleolus ist an dem primären als ein kleiner Knopf zu konstatieren. Aber auch der Fortsatz des accessorischen Chromosoms schwindet in der Folge ganz, und auf Stadien, die allerdings bereits der ersten Ausbildung der Tetraden entsprechen (Fig. 30, 38), liegt es als länglicher, nach beiden Seiten oft spitz auslaufender Körper stets an der Membran des Kerns.

Ein weiteres Verständnis wird erst das Studium der mit der Obstschen Nucleolenfärbung hergestellten Präparate mit sich bringen. Der Ausgangspunkt des Chromosoms und des Nucleolus erweist sich als rein chromatisch und als überaus dicht gebaut (Fig. 23). Die beiden Teilprodukte bekommen der Färbung nach diese Eigenschaft mit (Fig. 24). In der Folge behält sie aber nur das accessorische Chromosom bei; die einzige, allerdings für die spätere Deutung nicht unwichtige Veränderung, die es erleidet, ist die, daß hin und wieder im Inneren Vacuolen auftreten. In Fig. 27 z. B. sind drei solche eingezeichnet[1]).

Viel tiefgreifender sind die Veränderungen, die Hand in Hand mit der Bildung des Fortsatzes an dem Chromatinnucleolus vor sich gehen. Nicht nur der äußeren Morphologie halber, sondern vor allem wegen seines chemischen Verhaltens mußten wir ihn in einen primären und sekundären Nucleolus trennen. Es ist auch mit der Obstschen Färbung nicht möglich, seinen Fortsatz von den übrigen Chromatinfäden distinkt zu färben. Er nimmt eine rote, höchstens etwas

[1]) Ob das gelegentliche Vorkommen einer blasseren Färbung auf eine Veränderung in der Konstitution des Körpers hinweist, oder ob es die Folge einer etwas variierenden Differenzierung des Methylgrün ist, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden.

violett getönte Farbe an, was eben durch die lockere Struktur erklärt wird, die der kleine Körper bekommen muß, nachdem er den verhältnismäßig voluminösen Faden gebildet hat. Nur ein ganz bestimmter Teil ist so dicht geblieben, daß er dunkelviolett, fast wie das accessorische Chromosom, gefärbt wird — der sekundäre Nucleolus (Fig. 25, 29, 30).

Der primäre Teil dagegen ist völlig achromatisch geworden, wie die blaßrosa Färbung kundgibt, und besteht lediglich aus Nucleolarsubstanz. Die endgültigen Derivate des ursprünglichen Chromatinnucleolus, der bekanntlich ein Stück des accessorischen Chromosoms darstellt, bestehen in einem großen echten Nucleolus und einem kleinen ansitzenden Chromatinnucleolus. Der Fortsatz geht gar bald verloren.

Wenn wir das fernere Schicksal noch einen Schritt weit schildern, greifen wir im Intersse einer zusammenhängenden Darstellung etwas voraus. Die folgenden Stadien fallen zusammen mit den ersten Vorgängen der Tetradenbildung.

Die Lage der verklebten Nucleolen kann eine beliebige sein. Sie können fern vom accessorischen Chromosom im Kernsaft liegen, oder aber sie können wieder in Beziehung zum Mutterchromosom treten, indem sie sich an dasselbe ansetzen. Dies ist oft schon auf Stadien zu beobachten, wo letzteres noch einen langen Fortsatz hat (Fig. 26), häufiger jedoch, wenn es nach Auflösung des Bukettstadiums während der in der Folge zu schildernden Verkürzung der Segmente an der Membran des Kerns liegt.

Eine weitere Möglichkeit der Variation entsteht dadurch, daß gelegentlich der sekundäre Nucleolus mit einem Teil des achromatischen sich loslöst und selbständig im Kern sich findet. Der übrige echte Nucleolus kann dann wieder entweder am accessorischen Chromosom liegen oder an einer beliebigen andern Stelle. Manchmal läßt sich wohl auch von dem sekundären Nucleolus gar nichts mehr oder nur ein schwach gefärbter Rest konstatieren. Die Fig. 27—30 zeigen solche Schwankungen. Stets aber führen alle diese Stadien zu einem völligen Verschwinden sämtlicher Derivate des ursprünglichen Chromatinnucleolus.

Hier soll einstweilen die Beschreibung der merkwürdigen Umwandlungen, die das accessorische Chromosom von der letzten Spermatogonienteilung an erleidet, unterbrochen werden. Bevor wir aber zur Schilderung der Tetradenbildung der Autosome übergehen, müssen wir noch etwas bei der Diskussion über den eben geschilderten Vorgang verweilen.

Die Literatur kennt bisher nur einen Fall, der diesem analog ist, und zwar in der Spermatogenese von *Blatta germanica*. Diese wurde 1905 von N. M. Stevens, 1907 von A. Wassilieff untersucht. Wir wollen bei dem uns nun obliegenden Vergleich der beiden Fälle der eingehenderen Darstellung des letzteren folgen. In den Spermatogonien findet sich das accessorische Chromosom als Nucleolus, teilt sich in der Regel auf merkwürdige Weise in zwei Körper, die erst vor den Mitosen wieder einheitlich werden. Die gleiche Teilung, bezüglich deren Einzelheiten auf die Originalarbeit verwiesen sei, gibt in den jungen Spermatocyten zwei Körpern den Ursprung. Beide Teilprodukte schicken ebenfalls Fortsätze zum Pol, an dem eine dichte Mitochondrienkappe gleichzeitig entsteht. Der Chromatinnucleolus soll hierbei dem accessorischen Chromosom vorausgehen. Er soll sich durch Abgabe seiner chromatischen Substanz ins Plasma völlig erschöpfen und immer mehr dem Pol sich nähernd ganz verschwinden. Nun erst beginnt die »Abströmungstätigkeit« des accessorischen Chromosoms, aus dem hier im Gegensatz zu *Oedipoda* auch ein aus einer Kette von Chromatinbrocken zusammengesetzter Faden herauswächst. Auch wir haben ja insofern die gleiche zeitliche Verschiedenheit gefunden, als wir das accessorische Chromosom noch mit seinem Fortsatz antrafen, zu der Zeit, wo der Chromatinnucleolus bereits erschöpft war. Von diesem Fortsatz bleibt, ähnlich wie wir es für den Chromatinnucleolus beschrieben, ein großer Plastinnucleolus übrig, an dem ein kleinerer, birnförmiger, chromatischer Körper — »der letzte, nicht mehr zum Austritt gelangte Chromatintropfen« — sitzt. Während Stevens diesen Plastinnucleolus verschwinden läßt, verschmilzt er nach Wassilieff in der Folge wieder mit dem dichteren Teilprodukt zu einem einheitlichen Körper, dessen Doppelnatur »manchmal mit großer Mühe« erkannt werden kann.

Im Prinzipiellen stimmen darnach die beiden Erscheinungskomplexe völlig überein: »Das accessorische Chromosom« teilt sich in zwei Körper, die die gleichen Veränderungen in verschiedenem Maße erleiden. Der eine Teil geht zugrunde, der andre geht später als »accessorisches Chromosom« in die Mitose ein. Im Gegensatz zu Wassilieff nehme ich dagegen mit Stevens ein Zugrundegehen des letztgebildeten Plastinnucleolus an und halte seine diesbezüglichen Bilder für hierzu nicht genügend kompetent, da sie nach Eisenhämatoxylinpräparaten gegeben sind, ohne daß eine Nucleolenfärbung angewandt wurde. Ich halte es sogar für gar nicht ausgeschlossen, daß es sich in dem Plastinkörper um den Rest des Chromatinnucleolus

handelt, den Wassilieff völlig verschwinden läßt, zumal ich den zeitlichen Angaben etwas skeptisch gegenüberstehe. Dann wäre die Übereinstimmung der beiden Fälle allerdings eine überaus ins einzelne gehende.

Während man bisher das Verhalten des accessorischen Chromosoms bei *Blatta* während des Bukettstadiums für eine Ausnahme gehalten hat, mußte ich umgekehrt beim vergleichenden Studium einer Anzahl Orthopteren dieses Vorkommen allmählich für die Regel ansehen. Es seien hier anhangsweise einige Fälle angeführt, von denen ich überzeugt bin, daß sie sich mit Leichtigkeit beträchtlich vermehren ließen. Bei *Decticus*, von dessen Eigentümlichkeiten wir oben schon berichtet, nimmt das Heterochromosom die gleiche typische Stellung ein. Es ist in den geeigneten Momenten ein Körper mit einem stumpfen, meist runden Ende auf der einen Seite und einem allmählich spitz auslaufenden auf der andern. Die Spitze endet an dem Punkt, nach dem die übrigen Schleifen konvergieren (Fig. 87). — Es war zu erwarten, daß die so nahestehende *Locusta viridissima* auch in diesem Punkte nicht abweiche. Und tatsächlich zeigte sich, daß Otte gleichzeitig mit dem Bukettstadium (vgl. S. 13) auch das dazugehörige Verhalten des accessorischen Chromosoms entgangen ist. Fig. 89—91 sind *Locusta* entnommen. Sie sprechen für sich selbst. Der oft haarfein auslaufende Faden des meist platten, der Kernmembran anliegenden Körpers ist häufig von einer scharf abgesetzten Stelle an völlig verblaßt, der Körper selbst je nach dem Moment seiner Funktion bald solide, bald mehr oder weniger vacuolisiert. Ein chromatischer Nucleolus, der sich auf gleichen Stadien im Kern findet, liegt immer in der Nähe des Poles. Ob er, wie bei *Blatta* und *Oedipoda*, einen Teil des accessorischen Chromosoms darstellt, hat Otte nicht näher untersucht, doch möchte ich es für wahrscheinlich halten, zumal sich bei *Pezotettix pedestris*[1]) ein analoges Verhalten herausgestellt hat. Fig. 54 gibt ein junges Diplotänstadium wieder; nicht nur das accessorische Chromosom streckt seinen Fortsatz nach dem gemeinsamen Pol, sondern auch der von ihm stammende Chromatinnucleolus. Diesmal setzt er sich aber nicht, wie bei *Blatta* und *Oedipoda*, aus einzelnen Chromiolen zusammen, sondern

---

[1]) Die Tiere wurden in Südtirol in einer durchschnittlichen Höhe von 1800 m gefangen und stellen ein überaus günstiges Material dar. Die Zellgröße übertrifft die der Oedipodiden noch um ein beträchtliches. (Vgl. die erste Reifeteilung Fig. 55.)

stellt einen soliden, überaus feinen Faden dar. Das Plasma ist gleichzeitig von feinem Chromidialstaub durchsetzt.

Wenn ich noch hinzufüge, daß ich den Fortsatz auch bei *Psophus* und *Acridium aegyptium* beobachtete, und daß im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit ein analoger Fall mit gleichzeitiger extremer Vacuolisierung des accessorischen Chromosoms im Ovarium von *Gryllus campestris* geschildert werden wird, so scheint mir die allgemeine Verbreitung dieses Vorganges zur Genüge dargetan.

Was seine Deutung betrifft, so haben wir bereits kurz erwähnt, daß Wassilieff der Ansicht ist, daß dieser ganze Prozeß eine Chromatinabgabe ins Plasma vorstellt, eine Auffassung, der ich mich völlig anschließe. Ich sehe hier, wenn wir von Protozoen absehen, eine der besten Stützen der Lehre, daß der Chromidialapparat des Plasmas sich aus dem Chromatin des Kerns herleitet. Ein stark chromatischer Körper sendet einen Fortsatz nach dem Teil der Zelle, an dem gleichzeitig eine chromatinähnliche Substanz auftritt. Der Körper wird blasser und blasser, es treten Vacuolen auf, beides Erscheinungen, die unzweideutig auf einen Substanzverlust hinweisen, schließlich läßt sich an seiner Stelle in manchen Fällen nur noch ein völlig achromatischer Nucleolus konstatieren. Wenn man hierzu Wassilieffs und meine diesbezüglichen Figuren ohne Vorurteile ansieht, muß man sich der Ansicht anschließen, daß hier ein Abströmungsprozeß vorliegt.

Es sei gleich hier darauf aufmerksam gemacht — und wir werden in der Folge darauf zurückzukommen haben —, daß, je sicherer diese Deutung für das accessorische Chromosom und die von ihm kommenden Nucleolen ist, desto natürlicher und fester begründet der daraus folgende Analogieschluß für die übrigen Chromosomen ist. Wie bei *Oedipoda* der Nucleolus und bei *Blatta* auch das accessorische Chromosom sich teilweise in einen chromatischen Faden aufgelöst haben, der aus einer perlschnurartigen Kette kleiner Chromatineinheiten besteht, so macht jedes normale Chromosom gleichzeitig den gleichen Prozeß mit seiner ganzen Substanzmenge durch. Der Abströmungsfaden ist im Bau und seinem Prinzip nach mit den Leptotänschleifen der Chromosomen völlig identisch. Schon allein die Quantität der gleichzeitig am Pol auftretenden Chromidialhaube und vor allem diese Identität im Verhalten der Autosome mit dem des Heterochromosoms zwingt uns, den vornehmsten Teil der Mitochondrien auf erstere zurückzuführen.

Bekanntlich fehlt es nicht an Gegnern dieser Lehre vom nucleären Ursprung der Chromidien. Für sie galt es natürlich, auch diese

Verhältnisse, wie sie 1907 von Wassilieff dargestellt wurden, zu entkräften. Einen sehr einfachen Versuch hierzu hat J. Duesberg (1907) gemacht. Er schreibt in »Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen«: »Den Chromatinfaden (des Nucleolus, d. Verf.) halte ich für eine der gegen einen Pol des Kerns konvergierenden Schlingen.« Es gibt keine bequemere Art, eine unangenehme Tatsache aus der Welt zu schaffen. Wenn man die Fig. 25—29 bei Wassilieff ansieht, wo die fraglichen Fortsätze das Eisenhämatoxylin viel mehr angenommen haben als die Schlingen der Chromosomen, so daß sie aus dem ganzen Kernraum völlig herausfallen, versteht man den Weg zu dieser Behauptung, die übrigens von Duesberg selbst in keiner Weise begründet wurde, nicht.

5. Die Ausbildung der Tetraden.

Die Konstitution, die den nun sich abspielenden Vorgängen der Tetradenbildung zugrunde liegt, ist durch die beschriebene Längsteilung eindeutig bestimmt. Sie wird durch die Formel $\frac{a \mid a}{b \mid b}$ ausgedrückt. Die Verdichtung der so gebauten Fäden bringt es mit sich, daß die Beziehungen zwischen ihnen und dem Liningerüst des Kernbläschens immer mehr aufgegeben werden. Entsprechend den verschiedenen Größen der Chromosomen in den Spermatogonien haben wir schon im Leptotän- und Pachytänstadium verschiedengroße Schleifen gesehen. Natürlich variirt nun auch auf diesen Stadien ihre Länge beträchtlich. Sie sind bald länger als der Kerndurchmesser, bald kürzer.

Bis zu einem gewissen Grade sind auch die verschiedenen Wege der Entwicklung, die nun in ein und demselben Kern die Tetraden einschlagen, abhängig von der Länge der Schleifen. Meist sind es besonders lange, die in ihrer Mitte — also an der Stelle, an der sie durch den Querspalt dazu prädestiniert sind — eine Knickung erfahren. Wir können uns vorstellen, daß die kondensierenden Kräfte in den beiden Chromosomen nach der Verlötungsstelle zu wirken, und zwar bei diesem Typus so, daß sie in gleichem Sinne auf der einen Seite stärker sind als auf der andern, so ist die notwendige Folge die Entstehung einer U-förmigen Figur. Immer noch, ja sogar besonders deutlich, zeigen die Tetraden dieser Stadien den Längsspalt (Fig. 38). Das weitere Schicksal kann ein doppeltes sein. Die freien Enden, und das ist die Regel, können sich berühren und derart miteinander verschmelzen, daß ein Ring entsteht, der hin und wieder

noch an zwei aneinander genau gegenüberliegenden Stellen Einkerbungen oder gar Unterbrechungen seiner Kontur und damit die Grenzen der ihn zusammensetzenden Chromosomen erkennen läßt. Liegen nicht alle Punkte des Ringes in einer Ebene und ist die Tetrade mehr von der Seite zu sehen, so entstehen Figuren, die an eine 8 erinnern (Fig. 42). Geschieht die Knickung mehr in einem spitzen Winkel, so brechen die Schleifen an der Chromosomengrenze und beide Schenkel legen sich parallel aneinander (Fig. 43). Lange Zeit sind dann die beiden Chromosomen scharf von einander getrennt zu beobachten. Natürlich muß bei der Deutung der mannigfachen Bilder, die sich auf diesen Stadien bieten, stets Kritik walten, inwieweit eine Figur nur durch die Schnittführung vorgetäuscht werden kann. So ist es in Fig. 44 bei der einen Tetrade (rechts unten) keineswegs sicher, ob das Bild eine angeschnittene 8 repräsentiert oder ob es nach dem eben geschilderten Modus entstanden ist und die Chromosomen nur besonders scharf von einander getrennt sind.

Wirken die angenommenen Kräfte auf beiden Seiten gleich, dann haben sie eine gradlinige Verkürzung zufolge — der zweite Typus der Tetradenentwicklung. Wieder sind zwei Wege möglich. Entweder, und das ist bei den kleinsten Objekten der Fall, es bleibt bei dieser einfachen Verkürzung und es entsteht ein gedrungenes Stäbchen, dessen Chromosomengrenze quer durchschneidet, oder der Zug nach der Mitte wirkt auch noch fort, wenn das Kondensierungsvermögen des Chromatins zum größten Teil erschöpft ist. Die notwendige Folge ist dann ein Ausweichen der vier in der Mitte zusammentreffenden Enden. Es entstehen die bekannten Kreuzfiguren mit zwei längeren und zwei kürzeren Armen (Fig. 43, 44).

Damit sind die Möglichkeiten aber noch nicht erschöpft. Beide Typen können auch kombiniert vorkommen. Es entstehen dann hufeisenförmige oder gar ringförmige Tetraden, die an der Stelle ihrer Chromosomengrenze kleine Kreuzarme gebildet haben (Fig. 41). Wie die übrigen Figuren typisch für Orthopteren zu sein scheinen, so ist auch diese letzte Möglichkeit von SUTTON für *Brachystola* besonders eindeutig beschrieben worden. Wie allerdings solche Bildungen sich weiterentwickeln, ist nicht mit Sicherheit zu beobachten. Es steht zu erwarten, daß in solchen Fällen entweder der eine oder der andre Typus die Oberhand gewinnt und die Einflüsse des andern rückgängig macht, also im offenen Zustand wohl die Kreuzbildung, im geschlossenen die Ringbildung. Nie kommen Ringe vor, die an beiden Lötstellen accessorische Kreuzarme tragen.

Allmählich wird die Form der Tetraden immer einheitlicher, der Weg ihrer Bildung bleibt immer schwerer erkennbar. Die Ringe werden zu Körpern mit mehr oder weniger großer centraler Öffnung, die Kreuze werden einheitliche, im Schnitt ungefähr rechteckige Körper. Immer noch aber ist das Kernbläschen wohlerhalten. Die gezackten Ränder, die noch teilweise freien, rundlichen Chromatinpartikelchen an ihnen sind der Ausdruck dessen, daß die Kontraktion immer noch fortschreitet und noch Beziehungen zu dem achromatischen Kerngerüst vorhanden sind, das sich als zerfasertes Netzwerk mit minimalen, in dasselbe eingebetteten chromatischen Resten darstellt. Auf einem nächsten Stadium, das unmittelbar vor der Auflösung der Kernmembran steht, begegnet man den Chromosomen als runden und länglichen Körpern ohne jede Andeutung einer Ringöffnung oder eines Längsspaltes, der auf ihre Struktur hindeute (Fig. 45, 46).

6. Die Reifeteilungen.

Die erste Reifeteilung. — Wenn das Kernbläschen sich aufgelöst hat, sind die Chromosomen große, scharf konturierte Körper; daß aber selbst dann unter Umständen die Kondensierung auch noch nicht den Höhepunkt erreicht hat, lehrt Fig. 47. Die Schnelligkeit der Kontraktion in den großen und kleinen Ringen ist natürlich die gleiche. Eine notwendige Folge ist daher, daß die kleinen Ringe frühzeitiger geschlossen sind als die großen, und weiterhin, daß die kleinen Chromosomen früher ihre Teilungsgestalt bekommen als die großen. Dieser Unterschied in dem Grad der Ausbildung macht sich in der betreffenden Zelle dadurch bemerkbar, daß zwei der größten Ringe noch in der Äquatorialplatte centrale Durchbohrungen besitzen. Eine solche Erscheinung ist schon oft beschrieben worden, nie aber hat man darauf geachtet, daß stets die größten Chromosomen die noch unvollendeten sind.

Die Tatsache, daß das Chromatin noch in der Äquatorialplatte nicht unbedeutende Verdichtungen erleiden kann, ist eine der Fehlerquellen, mit denen Untersuchungen, die Chromatinquantitäten durch Messung dieser Stadien feststellen wollen, zu rechnen haben (vgl. hierzu die noch zu beschreibenden auffallenden Umformungen der zweiten Reifeteilungen).

Die Zählung der Chromosomen fällt überaus leicht, wie ein Blick auf Fig. 48 beweisen wird. Es sind stets zwölf. Ziehen wir hiervon das accessorische Chromosom ab, so bleiben elf Tetradenchromosomen, entsprechend den $22 + 1$ Chromosomen der Spermatogonien. Von

oben gesehen ist die Form der Tetraden bald die von Kugeln, bald von mehr länglichen Körpern, nicht selten neigen einige zu birnförmigen Umrissen. Wenn wir die erste Reduktionsteilung von der Seite betrachten und damit zu der Frage übergehen, wie durch dieselbe die Tetraden geteilt werden, so bieten sich mannigfache Bilder. Wenn wir eine einheitliche Auffassung von diesen Formen gewinnen wollen, müssen wir sie auf die Tetradenbildung beziehen. Wir haben gesehen, daß Tetraden entstehen, bei denen die Chromosomengrenze durch die Längsachse geht, ferner solche, bei denen sie quer durch den Körper geht, wir haben außerdem Kugeln entstehen sehen, bei denen sich die Chromosomengrenze auf dem Stadium der definitiven Ausbildung nicht mehr angeben ließ. Dieser verschiedenen Genese entsprechend finden wir nun in der Seitenansicht der ersten Reifeteilung Chromosomen, deren Längsachse parallel den Spindelfasern geht, und solche, bei denen die Längsachse senkrecht zu ihnen steht. Dazwischen finden wir alle die Formen, bei denen wir die Achse nicht mehr mit Sicherheit konstatieren können. Mit andern Worten, die Stellung der extremen Chromosomen gestattet uns den Schluß, daß die Teilungsebene übereinstimmt mit der Ebene, in der die Chromosomengrenzen liegen; die erste Reifeteilung stellt eine echte Reduktionsteilung (Praereduktion Korschelt-Heider) dar.

Von dem punktförmigen Centriol, um das sich merkwürdigerweise fast regelmäßig feine Chromidialpartikelchen finden, die den Fasern der Centralspindelfasern eingelagert sind (Fig. 49, 50), geht je eine Faser zu einer Tetrade, deren Ansatz sich oft mit großer Deutlichkeit beobachten läßt. Die auseinanderrückenden Dyaden besitzen entsprechend dem verschiedenen Bau und dem verschiedenen Ort des Ansetzens der Fasern eine variable Gestalt, die aus den Figuren zur Genüge ersichtlich ist. Gesetz ist dabei nur, daß beim Auseinanderweichen nie der Längsspalt des Bukettstadiums zum Vorschein kommt. Rücken gedrungene Stäbe zum Pol, so geht dieser Längsspalt unsichtbar durch die Längsachse des Körpers, sind es U-förmige Dyaden, so verläuft der Längsspalt durch die beiden Schenkel und stellt nicht etwa den freien Raum zwischen den beiden Schenkeln dar. Die Stellung und die Form der auseinanderrückenden Tetraden ist, soweit ich gesehen habe und soweit die Literatur Illustrationen gibt, immer die gleiche, überaus typische bei den Heuschrecken. Eine bei manchen Formen wiederkehrende, bei *Oedipoda* aber fehlende Art der Teilung sei durch ein dem Hoden von *Pezotettix* entlehntes Bild (Fig. 55) repräsentiert. Die Tetrade am

weitesten rechts ist durch Umklappen zweier Schenkel gebildet worden. Die Centralspindelfasern haben aber nicht die ihnen zunächstliegenden, sondern die abgewendeten Enden erfaßt, so daß eine eigentümliche Schlinge entstehen mußte, die später an dem Punkt ihrer Knickung zerrissen wird. Montgomery hat das gleiche für *Syrbula* gefunden.

Am Pol angelangt, verschmelzen die Dyaden rasch zu einem unauflösbaren Klumpen (Fig. 57), der auch seine letzten Ausläufer einzieht (Fig. 58). Der Zelleib zeigt dabei anfangs noch nichts von einer Einschnürung. Die Faserstränge, die die künftigen Tochterkerne verbinden, bilden eine tonnenförmige Figur, in die sich, besonders in der peripheren Schicht, die Mitochondrien einlagern. Bestanden diese bisher stets aus granula, so bilden sie nun, soweit sie in die Fasern eingelagert sind, Chondriokonten (Meves 1907, 1908), d. h. aus Mitochondrialsubstanz bestehende einheitliche Fäden. Der Zellkörper schnürt sich nun seitlich ein, die bauchige Fasermasse kommt rings an der Einschnürungsstelle mit der Oberfläche in Berührung; oft läßt sich dabei eine centrale und eine periphere Partie unterscheiden (Fig. 58). Allmählich macht sich die einschnürende Kraft auch an ihr geltend. Ihr Querschnitt wird in der Mitte immer kleiner, die Tonnenfigur macht notwendigerweise einem erst überall gleichdicken, später in der Mitte dünneren Strang Platz. Parallel dieser Verengerung geht die Ausbildung einer Zellplatte, dieses eigentümlichen, noch recht rätselhaften Gebildes, das in Form feiner, stark färbbarer Körner die Mitte der Fasern durchsetzt. Ihre Substanz stammt in dem vorliegenden Fall zweifellos aus Mitochondrien, die den Fasern eingelagert waren, und stellt sicherlich kein Abfallsprodukt der Chromosomen bei der Teilung dar, wie andre wollen.

Eine solche Verteilung des Chromidialapparates durch fädige Einlagerung in die Verbindungsfasern ist nicht selten. In besonders prägnanter Weise hat z. B. Giglio-Tos (1908) für ein Orthopteron (*Pamphagus*) dies beschrieben. Er ist der Ansicht, daß diese Einlagerung einen aktiven Teilungsvorgang darstelle, und tritt den neueren Autoren, die lediglich von einem passiven Teilungsmodus sprechen, meines Erachtens mit einem gewissen Recht entgegen. Sicherlich geht dieser Autor zu weit, wenn er eine passive Verteilung völlig in Abrede stellt. Gerade der uns vorliegende Fall macht uns dies deutlich. Giglio-Tos läßt alle Mitochondrialsubstanz in die Fasern wandern; hier tut dies nur ein Teil derselben, der Rest bleibt im Plasma zerstreut und ordnet sich nicht in Fäden. Er wird allein

durch die Einschnürung des Plasmas auf die Tochterzellen verteilt. Dabei treten dann große, kreisrunde, von einem hellen Hof umgebene Tropfen in beiden Zellen auf, wie sie vorher sich nie in den Spermatocyten erster Ordnung gefunden hatten.

Ruhestadium des Kerns. — Gleichzeitig mit dem Auftreten der Zellplatte beginnt der Kern sich zu rekonstruieren. In den Flüssigkeitshof, der aus den Chromatinklumpen entsteht und der die erste Anlage des sich nun rasch bildenden Kernbläschens bildet, sprossen die Chromosomen, die nun ein kurzes Ruhestadium durchmachen, indem sie sich zu einem Reticulum auflösen. Leicht kann man allerdings in diesem die dicken, hin und wieder eine Andeutung eines Längsspaltes zeigenden Chromosomenbalken unterscheiden von den spärlichen und dünnen Ausläufern, die sie zu ihren Nachbarn getrieben haben (Fig. 61).

Die zweite Reifeteilung. — Mit Ablauf dieses Stadiums werden die Ausläufer wieder eingezogen. Zwei Centriolen, die von einem Muttercentriol stammen, wandern mit ihrem Strahlenkranz nach den entgegengesetzten Polen auseinander (Fig. 62); gleichzeitig beginnt die Lösung der Kernmembran. Damit hat aber die Äquatorialplatte noch lange nicht ihre definitive Gestalt erhalten. Während die Strahlungsfigur bereits völlig ausgebildet ist, liegen vielmehr die Chromosomen noch in einem nur schwer zu entwirrenden Knäuel zwischen den Centriolen (Fig. 63). Wir müssen in diesem Zeitpunkt ganz bedeutende Verdichtungen der Chromosomen in ihrer Längsachse annehmen; der Knäuel flacht sich dabei allmählich ab, und schließlich gehen Äquatorialplatten mit regelrecht im Kreis angeordneten, in die Länge gestreckten Chromosomen daraus hervor (Fig. 65, 66). So auffallend diese Verkürzung erscheint, müssen wir doch die zweite Möglichkeit zurückweisen, die noch bestände, um die Entstehung der definitiven Chromosomen aus den langen Bändern zu erklären, nämlich, daß während dieses Knäuels die Bänder umbiegen und die Schenkel sich aneinanderlegen, wie wir es bei einem Teil der Tetradenchromosomen beschrieben. Der hauptsächlichste Grund ist der, daß, wie wir sehen werden, bei der Anaphase die Teilprodukte nie eine Andeutung an einen Aufbau aus zwei Teilen — der Längsspalt, der immer noch bis jetzt zu beobachten war, würde ja dann in ihnen erhalten bleiben — erkennen lassen.

Einen Schritt weiter, und die Seitenansichten (Fig. 65, 69—71) oder ein Blick auf die Äquatorialplatte von oben (Fig. 68) lehrt uns, daß die Chromosomen, die senkrecht zu den Spindelfasern stehen,

längsgespalten werden, und daß die Teilprodukte sich erst während der Anaphase so einstellen, daß ihre Längsachse mit den Fasern zusammenfällt. Dabei bestehen häufig noch eine Zeitlang — im Gegensatz zur ersten Reifeteilung — fädige Chromatinverbindungen zwischen den Tochterchromosomen, von denen ich glaube, daß sie beim Zerreißen von den beiden Chromosomen wieder einbezogen werden. Es ist eine notwendige Folge der von uns geschilderten Teilungsart, daß — wie schon erwähnt — die Chromosomen in der Anaphase keine U-formen und keine Semmelform mehr zeigen. Fig. 77 zeigt vielmehr, daß es sich nur um längliche, einheitliche Körper handelt: die zweite Reifeteilung ist eine gewöhnliche Äquationsteilung, die die im Bukettstadium durch den Längsspalt bereits vorbereitend getrennten Chromosomenhälften definitv auf verschiedene Zellen verteilt.

Von dem Verhalten der Verbindungsfasern, des Chromidialapparates und der Bildung der Zellplatte gilt das gleiche wie für die erste Reifeteilung (Fig. 72—74).

Der Reduktionsmodus der übrigen Orthopteren. — Wir haben nun weiterhin die wichtige Frage zu erörtern, wie sich die Art der Reduktion, die wir für *Oedipoda* geschildert und die wir auch für die Acridier und Locustiden vertreten, die wir nebenher untersuchten, zu den bisherigen Ergebnissen über Orthopterenspermatogenese verhält. Denn wenn ich auch der Ansicht bin, die Gross und Goldschmidt bereits ausgesprochen haben, daß die Wege zur Reduktion mannigfache sein können, glaube ich doch, daß in einer so engen Gruppe, deren Geschlechtszellen von vornherein den gleichen Habitus aufweisen, die Reduktion nach einem einheitlichen Schema gehen muß. Daß man sich allerdings hierbei vor blinder Sucht zu egalisieren hüten muß, zeigen uns die Ergebnisse über die Distomeenreduktion, bei denen neben dem bekannten primitivsten Typus des *Zoogonus* (Primärtypus, Goldschmidt 1905, 1908) der Tetradentypus der *Oedipoda* vorkommt (*Distomum lanceolatum*, Goldschmidt 1908).

Wir sagten schon, daß alle Untersucher mit zwei Ausnahmen bei den Orthopteren eine Längsspaltung, sei es eines Spirems oder eines Buketts angeben. In den Fällen, wo kein Bukettstadium beschrieben wurde, so besonders oft bei de Sinéty (1901), bin ich übrigens den Bildern nach überzeugt, daß tatsächlich ein solches vorhanden ist. Was die Ausnahme Ottes (1907) bezüglich *Locusta* betrifft, so haben wir ebenfalls schon auseinandergesetzt, daß dieser Fall auszuscheiden hat. Er glaubte eine Längskonjugation und

das Fehlen eines Bukettstadiums konstatieren zu müssen, während unsre Nachprüfung zur Konstatierung eines eindeutigen Buketts und zur Ablehnung einer Längskonjugation geführt hat. — Eine weitere Übereinstimmung unsrer Darlegung des Querspaltes und der Entwicklung der Tetraden mit der der Autoren existiert nur zum Teil. Montgomery sah den Querspalt (1905) bei *Syrbula* (Acridier), Wassilieff (1906) bei *Blatta*; Zweiger (1906) und Sutton (1902) nehmen ihn gleichfalls für *Forficula* bez. *Brachystola* an. Mit diesen stimmen auch die weiteren Angaben über die Teilungen im Prinzip überein (Trennung vollständiger Chromosomen in der ersten Reifeteilung).

Zu ganz andern Auffassungen sind außer Otte noch Wilcox (1895, 1896, 1897), de Sinéty (1901, 1902) und Mc Clung (1900) gekommen. Außerdem gehören noch die Arbeiten vom Raths (1892, 1895) hierher. Die Auffassung von Wilcox wird rasch abgetan sein. Er beschreibt bei *Caloptenus femur-rubrum*, daß ein ungespaltenes Spirem segmentiert wird in je zwei mit den Enden vereint bleibende Chromosomenfäden. Je zwei solche Segmente sollen nun der Länge nach konjugieren, so daß »Tetraden« entstehen, die aus vier Chromosomen zusammengesetzt sind, wenn das Chromatin sich an den vier Enden kondensiert. Entsprechend dieser Formel $\frac{a}{c}\frac{b}{d}$ bedeutet nun jede der beiden Mitosen eine Reduktionsteilung. Es liegt von vornherein auf der Hand, daß hier der Längsspalt übersehen bzw. falsch gedeutet wurde. Mc Clung hat obendrein die gleiche Form und eine Anzahl noch verwandter untersucht und hat sich hierbei davon überzeugt, daß überall ein einwandfreier Längsspalt existiert und daß Wilcox sich beim Studium der Tetradogenese geirrt hat.

Vom Rath findet in seiner Untersuchung des Hodens von *Gryllotalpa* zwar ein längsgespaltenes Spirem und läßt dies so segmentieren, daß je zwei Chromosomen end to end beisammenbleiben, in der Folge aber entwickeln sich die Tetraden so, daß die Spalthälften der Chromosomen auseinanderweichen zu Ringen und die vier Segmente sich zu völlig gleichen Kugeln verdichten. Schon Grégoire hat 1905 darauf hingewiesen, daß diese Angaben einen hohen Grad von Unwahrscheinlichkeit besitzen, und geht soweit, daß er eine definitive Ausschließung dieser immer wieder zitierten Arbeiten fordert. Ich habe eine Nachprüfung des Objektes begonnen und kann diese Ansicht Grégoires nur bestätigen. Hier sei nur soviel mitgeteilt, daß

eine Segmentierung eines Spirems in dem Sinne, wie vom Rath es schildert, überhaupt nicht vorkommt. Es existiert vielmehr ein regelrechtes Bukettstadium! Die Ringbildung, die an den längsgespaltenen Fäden vor sich geht, bietet nie solche schematische Bilder, wie der Autor sie gibt, nirgends ist von den rätselhaften achromatischen Strukturen etwas zu beobachten. *Gryllotalpa* bedarf tatsächlich dringend einer eingehenderen Nachuntersuchung, von der ich überzeugt bin, daß sie zu Resultaten führt, die von denen vom Raths völlig verschieden sind; jedenfalls besteht von dieser Seite keine Störung des einheitlichen Orthopterenschemas, das wir vertreten möchten. Zugegeben muß allerdings auch werden, daß diese Arbeit aus einer Zeit stammt, die größtenteils unter dem Einfluß der Weismannschen Theorien stehend, noch nicht mit unsrer Technik und unsrer großen Formenkenntnis gearbeitet hat.

Textfig. 2.

Die fortschreitenden Veränderungen einer Tetrade bei ihrer Teilung in der ersten Reifeteilung (nach Mc Clung).

Die Bilder, die Mc Clung von Spermatocyten der Acridier gibt, stimmen mit unsern völlig überein, seine Deutung derselben entfernt sich dagegen weit von unsrer. Die späten Spiremstadien (ich schließe aus den Bildern, daß es in Wirklichkeit ein Bukettstadium ist) werden längsgespalten. Konjugation mit den Enden. Bei der Tetradenentwicklung treten, genau wie bei *Oedipoda*, die mannigfaltigen Bilder auf, Kreuze, Stäbe, Ringe. Während wir nun aber der Ansicht sind, daß die von diesen sich ableitenden Chromosomen sich nicht alle so in der Äquatorialplatte einstellen, daß sie senkrecht zu den Fasern stehen, sondern daß das hierbei leitende Motiv die Chromosomengrenze darstellt, glaubt Mc Clung, daß alle Tetraden sich so stellen, daß der Längsspalt in die Ebene der Äquatorialplatte fällt. Um den damit nicht harmonierenden Beobachtungen, daß stabförmige Tetraden senkrecht zur Teilungsebene stehen, gerecht zu werden, nimmt er nun an, daß die nebeneinanderliegenden verschiedensten Tetradenbilder in eine Reihe gehören, wie sie das nebenstehende Schema zeigt. Anfangs querliegende Tetraden werden durch den in der

Mitte nach beiden Seiten wirkenden Zug ganz allmählich so auseinandergezogen, daß eine Figur entsteht, die aus zwei aufrechten, in der Mitte noch etwas verschmolzenen Stäben besteht. An diesen erst spielt sich die eigentliche Durchtrennung, die nach dem Längsspalt geschieht, ab. (Textfig. 3.) Einzuwenden ist gegen diese, von vornherein recht gezwungene Erklärung einmal, daß der Gang der Tetradenentwicklung uns belehrt hat, daß der frühe Längsspalt entweder in gerader Linie oder in einer Doppellinie, die durch Knickung entstand, durch die Tetraden zieht, daß also auch, wenn nach dieser Linie geteilt würde, die Figuren der Teilung keine einheitlichen sein könnten, wie dies Mc Clung annimmt. Eine weitere Forderung dieser Annahme, daß es Ausgangsstadien gibt, in denen alle Tetraden senkrecht zu den Spindelfasern stehen, ist nie verwirklicht. Nach Mc Clung müßten alle parallel zu den Fasern stehenden Tetraden in ihrer Mitte eine Einkerbung aufweisen, unsre Figuren belehren uns, daß im Gegenteil völlig einheitliche Stäbe in dieser Stellung sehr häufig sind, die also nicht auf Mc Clungsche Weise entstanden sein können. Ebensowenig stimmen mit dieser die Tetraden überein, die quer liegen, nicht in der Mitte, sondern an einem Ende von den Fasern erfaßt werden und durch einfaches Aufklappen, entsprechend ihrer Entstehung durch Umklappen, von einander getrennt werden.

In anbetracht von alledem müssen wir die Mc Clungschen Versuche, eine einheitliche Auffassung der Figuren der ersten Reifeteilungen zu gewinnen, als mißglückt zurückweisen und dabei bestehen, daß diese nur herbeigeführt werden kann, wenn man dieselben in Beziehung setzt zu ihrer Genese und hierbei besonders zu der die Chromosomen trennenden Achse.

Natürlich fällt damit auch die Angabe über die zweite Reifeteilung, die nach dem Querspalt teilen, also die Reduktion von Chromosomenindividuen vollziehen soll.

Was nun zum Schluß die Darstellung de Sinétys betrifft, so glauben wir auch in ihr keine gegen unsre Auffassung zeugenden Angaben zu finden. Er beschreibt wie wir einen Längsspalt, den er wie Mc Clung in ein Spirem verlegt, obwohl seine Bilder eindeutig für ein nicht als solches erkanntes Bukettstadium sprechen, erklärt aber die Figuren, die wir durch umklappen entstehen ließen, durch das Auftreten eines zweiten Längsspaltes; trotzdem gibt er hierzu Abbildungen, die ebenso oder mehr beweisend sind, für die oben für *Oedipoda* geschilderte Bildungsweise. Schon Korschelt-Heider (1902) haben das erkannt, wenn sie schreiben: »Man wird freilich beim An-

blick seiner Bilder ... den Eindruck gewinnen, daß sie von denjenigen Autoren, welche eine Längs- und Querteilung annehmen, mit gleichem Rechte für ihre Auffassung in Anspruch genommen werden dürften«. Die beiden Teilungen sind somit nach DE SINÉTY Längsteilungen, keine der beiden würde zu einer Reduktion führen. »Wer auf dem Standpunkt der Reduktionsteilung steht, würde freilich auch den letzteren Bildern (den Reifeteilungen) eine dieser abweichenden Fassung entsprechende Deutung geben« sagen KORSCHELT-HEIDER weiterhin.

Dazu kommt noch, daß in einem speziellen Fall (*Forficula*) DE SINÉTYS Beschreibung nachgeprüft wurde (ZWEIGER 1906) und zu einer Korrektur in unserm Sinne geführt hat.

7. Das accessorische Chromosom während der Tetradenbildung und der Reifeteilungen.

Während wir während des Leptotän- und Pachytänstadiums an dem accessorischen Körper eine Reihe interessanter Phänomene zu schildern hatten, verhält er sich während der Tetradenbildung überaus einfach. Wir haben bereits berichtet, daß nach der Auflösung des Bukettstadiums das Chromosom in wenig regelmäßiger Form meist an der Membran liegt und daß höchstens noch ein Plastinnucleolus ihm anliegt, der erschöpfte Rest des ursprünglich chromatischen Teilproduktes des accessorischen Chromosoms. Dieser geht zugrunde, und das accessorische Chromosom, das anfangs mit noch zwei spitz auslaufenden Enden der Membran angeschmiegt war, bekommt mit dem Fortschreiten der Tetradenbildung eine regelmäßige Begrenzung. Es nimmt die Form eines Cylinders mit stumpfen Enden an (Fig. 41, 44).

Extrahieren wir auf solchen Stadien die Eisenhämatoxylinpräparate stark, so daß die Tetraden zu blassen Gebilden werden, so können wir konstatieren, daß das accessorische Chromosom, das entsprechend seiner viel bedeutenderen Dichte die Farbe viel fester hält, nun einen deutlichen Längsspalt besitzt (Fig. 44). Ein gleicher Spalt wird von MONTGOMERY (1905) und von OTTE (1907) angegeben. in letzterem Falle (*Locusta*) erweist er sich allerdings nicht als echter Längsspalt, wenn wir seine Entstehung verfolgen. In den vorhergehenden Stadien ist das accessorische Chromosom als langer Faden ausgebildet, der sich allmählich U-förmig umbiegt, so daß beide Schenkel dicht aufeinanderzuliegen kommen. Der Spalt stellt also keinen Längsspalt, sondern den durch das Zusammenklappen bedingten

Zwischenraum dar. Otte scheint es übrigens entgangen zu sein, daß das gleiche Verhalten, das für die spätere Konstatierung der Teilungsachse natürlich von Wichtigkeit ist, bereits von de Sinéty (1901) in völlig analoger Weise für *Orphania denticanda* beschrieben wurde (Fig. 108, 107, 110). (Siehe hierzu den Anhang der vorliegenden Arbeit.)

Von einer ähnlichen Auffassung kann bei unserm Objekte nicht die Rede sein. Wenn man an die vielen Fälle denkt, wo in einem Spirem lange vor der Teilung ein Längsspalt auftritt, so erscheint auch die vorliegende Tatsache wenig auffallend.

Mittlerweile schreitet der Ausbildungsprozeß der normalen Tetradenchromosomen fort, dessen Abschluß das accessorische Chromosom auf kurze Zeit unsern Blicken entzieht. Die größeren Tetraden gleichen ihm, wenn sie scharfe Konturen bekommen haben, vollständig, so daß man sie in den Äquatorialplatten nicht trennen kann. Nur die Zählung der Chromosomen (11+1) gibt Aufschluß von dem Vorhandensein (Fig. 48).

Wir haben die erste Reifeteilung im vorhergehenden als eine echte Reduktionsteilung beschrieben, die die Chromosomenindividuen nach ihrer queren Begrenzungslinie von einander trennt. Auch das Verhalten des accessorischen Chromosoms entspricht diesem Teilungsmodus und ist ein indirekter Beweis für die Richtigkeit unsrer Auffassung. Fig. 49 zeigt uns eine Spindel der ersten Reifeteilung von der Seite gesehen. Das accessorische Chromosom liegt nicht mehr in einer Ebene mit den übrigen Chromosomen; es ist ihnen schon bedeutend dem einen Pol zu vorausgeeilt, von dem eine Spindelfaser zu ihm zieht. Für die später aufzuwerfende Frage nach der Chromosomennatur ist dieses Erfaßtwerden von einer Spindelfaser von großer Bedeutung. Das Resultat dieser unipolaren Verbindung ist die ungleiche Verteilung des Körpers auf nur eine Tochterzelle. Fig. 61 führt uns den Abschluß des Prozesses vor. Weitere Beweise werden die Zahlenverhältnisse in den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung zu erbringen haben.

Mit dieser ungleichen Verteilung sind wir bei einer Erscheinung angelangt, die für die Heterochromosomen überhaupt typisch ist und die es vor allem war, die diese Körper so rätselhaft gemacht hat. Jede Untersuchung hat zur Auffindung dieses Vorkommens geführt, sei es in der ersten oder in der zweiten Reifeteilung. Gewisse Ausnahmen werden uns im allgemeinen Teil noch begegnen, wo im Zusammenhang mit ihnen auch eine Erklärung dieser ungleichen Teilung gebracht werden wird.

Was den Mechanismus dieser Teilung betrifft, so sind einmal Fälle beschrieben, wo, wie im vorliegenden, von einer Seite eine Spindelfaser herantritt. Als Beispiele erwähne ich *Locusta* (Otte 1907), *Gryllus* (Baumgartner 1904; Gutherz 1906), *Syrbula* (Montgomery 1905). Mit Ottes Auffassung, daß das Chromosom von einer Mantelfaser erfaßt wird, stimme ich nicht überein. Unsers Erachtens liegt es näher, die Faser für eine gewöhnliche Centralspindelfaser zu halten. Da die entgegenwirkende Kraft fehlt, die normalerweise den Spannungszustand der Äquatorialplatte bedingt und die Richtung der dazugehörigen Faser des andern Pols bestimmt, so weicht naturgemäß die Centralspindelfaser etwas nach außen und gerät so in den Bereich der Mantelfasern. Wird doch in den Spermatogonien die Teilung des gleichen Körpers auch durch Centralspindelfasern bewirkt. Auch der Angabe von Gutherz, daß die kurze Faser des accessorischen Chromosoms dicker ist als die langen der normalen Chromosomen, die deshalb von Wichtigkeit ist, weil sie als eine Stütze für eine Kontraktionstheorie der Zugfasern benutzt werden könnte, kann ich nicht beistimmen. Auch ich war anfangs versucht, die Faser für dicker zu halten, habe mich aber durch genaues Studium überzeugt, daß dies eine optische Täuschung war, die auf der völligen Isolation der Faser und auf dem Kontrast mit den umgebenden viel schwächeren Mantelfasern beruhte.

Neben dieser Art der Verteilung existiert noch der beachtenswerte Modus, daß das fragliche Chromosom ohne jede Beziehung zum Teilungsapparat im Plasma liegt und trotzdem in eine der Tochterzellen überwandert. de Sinétys Figuren Taf. III, 110 und IV, 137 illustrieren das bei *Orphania* (Locustidae) und *Nemobius* (Gryllidae) in eindeutiger Weise.

Eine dritte, bis jetzt noch zu wenig studierte Form stellt die bei *Leptynia* und andern verwandten Phasmiden beobachtete Verklebung eines normalen Chromosoms mit den accessorischen dar (de Sinéty [1901], Mc Clung [1905]).

In dem Ruhekern zwischen den zwei Reifeteilungen finden wir das accessorische Chromosom natürlich auch wieder, es verändert seine Gestalt nicht sehr. In dem Knäuel, der nach dessen Auflösung zur zweiten Reifeteilung, sich allmählich zur Äquatorialplatte entwickelt, geht es in der Regel der Beobachtung verloren. Wenn wir aber die fertigen Äquatorialplatten einer Zählung unterwerfen, so konstatatieren wir gemäß der ungleichen Verteilung solche mit elf und mit zwölf Chromosomen (Fig. 66, 67). Entsprechend der Längsteilung,

die diese erleiden, wird auch das accessorische längs geteilt. Fig. 70 zeigt die auseinanderweichenden Hälften. Bei einer Delafield-Hämatoxylinfärbung ist das accessorische Chromosom meist etwas blasser gefärbt als die übrigen Chromosomen. Bei der zweiten Reifeteilung gelangt also das Heterochromosom in beide Tochterzellen. Von den jungen Spermatiden besitzt die eine Hälfte dasselbe, der andern fehlt es.

8. Die Spermatiden.

Eine eingehendere Untersuchung der weiteren Umwandlungen der Zelle bis zum fertigen Spermatozoon gehört eigentlich nicht in den Rahmen dieser Arbeit, die das accessorische Chromosom und die Reifungserscheinungen zu ihren hauptsächlichsten Gegenständen gemacht hat. Die Chromosomen der jungen Spermatiden zerfallen rasch zu einer immer feinkörnigeren Masse, in deren Mitte noch ein unregelmäßiger Chromatinnucleolus einige Zeit bestehen bleibt. Mit dem accessorischen Chromosom hat dieser nichts zu tun, da er sich in jeder Spermatide findet. Im Gegensatz zu vielen andern Fällen, in denen es noch längere Zeit kompakt bleibt (z. B. Paulmier (1899), zerfällt es bei *Oedipoda* gleichzeitig mit den übrigen Chromosomen, und es läßt sich hier, wie bei allen andern daraufhin untersuchten Objekten, nur feststellen, daß es sicherlich sich am Aufbau des Kopfes der Hälfte der Spermatozoen beteiligt. Die einzige Angabe, die noch irgend etwas Spezifisches für das accessorische Chromosom bringt, bezieht sich auf *Locusta* (Otte). Hier bleibt dasselbe noch verhältnismäßig lange mit scharfer Kontur der Kernmembran angeschmiegt, und zwar stets merkwürdigerweise genau an der Stelle, wo außen das ringförmige Centriol und der Anfang des Achsenfadens liegt. Ich habe ein analoges Vorkommen bei *Decticus* wiedergefunden und verweise auf dessen Wiedergabe (Fig. 88).

Wenn man die relativ bedeutende Größe des accessorischen Chromosoms bedenkt, so liegt der Gedanke nahe, ob nicht vielleicht wenigstens ein Größenunterschied zwischen den beiden Sorten der Spermatiden auf irgend einem Stadium der Entwicklung sich erkennen ließe. Aber auch dieses ist bei noch so großer Sorgfalt nicht der Fall. Der Konzentrationsgrad in den Köpfen der zwei Sorten muß also ein ziemlich verschiedener sein.

Die faserigen Reste der Centralspindel, die anfangs noch von der Zellplatte her allmählich anschwellend dem Kern ansaßen, lösen

sich von ihm, runden sich ab und bekommen ein homogenes Aussehen. Gleichzeitig treten an dem Pol des Kerns, an dem der Spindelrestkörper liegt, unmittelbar an der Membran zwei kleine Centriolen auf. Wenn wirklich eine Persistenz der Centriolen vorhanden ist, so müssen wir entweder eine Wanderung des Muttercentriols annehmen, oder daß der Kern mit den daranklebenden Spindelfasern eine Drehung macht, wofür die S-förmige Figur der Fasern, die wir beschrieben, spricht.

Präparate, die zum Studium der folgenden Erscheinungen dienen sollten, wurden mit Vorteil mit Eisenhämatoxylin gefärbt, stark differenziert und mit Eosin nachgefärbt. Selbst wenn alle Mitochondrien entfärbt waren, blieben die Centriolen noch sichtbar. Die sonst allzu gefährliche Verwechslung mit Teilen des Mitochondrialapparates war so ausgeschlossen; gleichzeitig färbt das Eosin den Spindelrestkörper zu verschiedenen Zeiten verschieden, anfangs rosa, später orange und gibt dem Chromatin je nach seiner Konsistenz verschiedene violette Töne.

Weniger stark differenzierte Präparate lassen eine diffuse Verteilung der Mitochondrien im Plasma und eine besonders dichte im Spindelrestkörper konstatieren.

Von den beiden schon erwähnten Centriolen gehen feine fädige Fortsätze ins Plasma und lassen sich meist bis an die Zellgrenze nachweisen. Dort fand sich nie ein weiteres Centriol, wie dies sonst die Regel ist. In der Folge werden die Zellen bedeutend länger und stellen sich mit der von den Centriolen abgewandten Seite gegen die Follikelwand, ein schon oft beschriebener Vorgang. An den Centriolen geht währenddem eine Differenzierung vor sich. Eines von beiden nimmt an Volumen zu und wird ringförmig, wie Zellen, die es von oben zeigen, lehren. Von ihm geht ein nunmehr viel längerer und stärkerer Achsenfaden aus und durchzieht die Spermatide ihrer ganzen Länge nach. Das andre Centriol ist klein geblieben und besitzt immer noch seinen zarten Faden (Fig. 76). Bald läßt sich dieser jedoch kaum mehr wahrnehmen und das Centriol tritt eine Wanderung an, an der Membran des Kerns vom Ringcentriol weg zum gegenüberliegenden Pol. Ungefähr in der Mitte finden wir es Fig. 77, die uns gleichzeitig mit der Streckung des Spindelrestkörpers entlang den Achsenfaden bekannt macht.

Während nun der größte Teil des Plasmas, der Spindelrestkörper und die Mitochondrien abgestreift werden — die Abfallsprodukte finden sich in Massen am Ende der Follikel — und der

Kern bedeutend kleiner wird, scheint die Wanderung des Centriols stillzustehen (Fig. 78); wenigstens finden wir es auf diesen Stadien fast immer ungefähr halbwegs zwischen der zukünftigen Spitze des Spermiums an dem Ringcentriol als ein kleines abstehendes Stäbchen. Erst wenn der spätere Spermienkopf einen mehr birnförmigen Umriß erhält, trifft man das Centriol näher der Spitze (Fig. 79) oder schließlich genau an derselben (Fig. 80).

Mit der immer mehr fortschreitenden Verlängerung des Kerns, bzw. Kopfes schwindet das Spitzencentriol wieder und Stadien wie Fig. 81 lassen nichts mehr davon erkennen.

Ich hätte mich nicht so weit in die wie gesagt nicht hierher gehörige Spermatidenentwicklung eingelassen, wenn die Wanderung eines Centriols an die Spitze nicht neuerdings etwas in Verruf gekommen wäre. Es gilt fast als ein Axiom der neueren Forscher auf diesem Gebiete, daß, wo ein Spermium ein sogenanntes Spitzenstück (Akrosoma) besitzt, dieses von dem Idiozom (der Sphäre) gebildet wird. Dieses bläschenförmige Gebilde, das noch von der letzten Mitose herrührt, wandert genau wie unser Spitzencentriol allmählich von dem Ringcentriol weg zum entgegengesetzten Pol, um dort unter Umständen noch weitgehende strukturelle Differenzierungen zu erleiden. Mc Gregor (*Amphiuma*, 1899), Moore (Selachier, 1896), Meves (*Salamandra*, 1894), v. Lenhossek (*Mus* und *Cavia*, 1898), Otte (*Locusta*, 1907) und viele andre beschreiben dies und verdrängen frühere Angaben, die sich auf Echinodermen, Insekten und einige andre Formen bezogen und in unserm Sinne lauteten (Field 1895, Prenant 1888, Julin 1893, Wilcox 1895, Platner 1889). Auch Korschelt-Heider spricht den Angaben dieser Autoren die Berechtigung ab, ohne daß dies nach unsern Befunden bei *Oedipoda* in so apodiktischer Weise berechtigt erscheint.

Die weitere allmähliche Ausbildung der Zelle zum definitiven Spermatozoon bietet nichts Besonderes.

II. Die Ovogenese von Gryllus.

1. Material und Methoden.

Zur Untersuchung der ersten Vorgänge der Eibildung sind nur Tiere zu gebrauchen, die noch nicht völlig ausmetamorphisiert haben. Bekanntlich überwintern nach einigen Häutungen die im Juni und Juli erzeugten Grillenlarven in Erdgängen, machen die letzten

Häutungen im Frühjahr durch und werden etwa Anfang Juni geschlechtsreif. Während zum Studium der Spermatogenese diese Tiere fast völlig ausreichen, ist dies inbezug auf die Ovogenese wie gesagt nicht der Fall (das gleiche gilt übrigens für die meisten Orthopteren). Die Tiere wurden also im August und September gefangen und boten so eine Reihe von Entwicklungsstadien des Ovars zur Untersuchung. — Außerdem wurden geschlechtsreife Tiere in Terrarien gezogen, um auf diesem Wege noch jüngere Tiere und Material von Eiern zu bekommen. Während die Untersuchung der Reifungs- und Befruchtungserscheinungen infolge der überaus großen Schwierigkeiten, die der Orthopterendotter und das resistente Chorion der Eier der Fixierung und Zerlegung in brauchbare Schnitte entgegensetzen, bis jetzt zu keinen Resultaten gelangt ist, gelang die Zucht junger Grillen aus den Eiern vorzüglich.

Als Konservierungsmittel wurden die bereits oben für *Oedipoda* angeführten verwendet; auch in bezug auf die Färbungen sei, um Wiederholungen zu vermeiden, darauf zurückgewiesen.

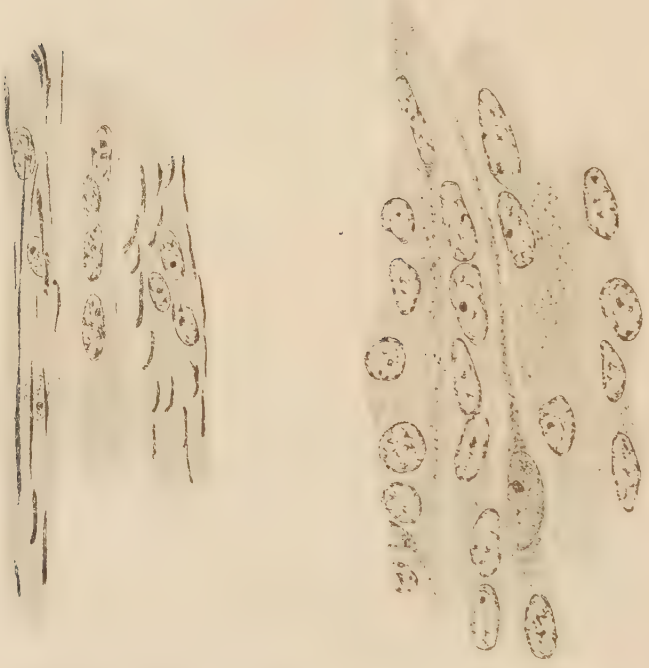
2. Der Bau des Ovariums.

Der Bau des Ovariums ist übersichtlich und erleichtert ein Studium der aufeinanderfolgenden Stadien. Wie es schon für sehr viele Insekten geschildert wurde, z. B. in völlig übereinstimmender Weise von Mc Gill (1906) für Libellenovarien oder von J. Gross (1903) für eine ganze Reihe von Insekten, beginnt das Ovar mit einem langen und dünnen Aufhängefaden, der sich aus einer Anzahl schlanker Zellketten zusammensetzt, dem Endfilament der Autoren. Wir haben ein solches isoliert gezeichnet (Fig. 93). Während die Kerne am distalen Ende des Fadens unregelmäßige Formen besitzen und meist zu zweien oder dreien nebeneinanderliegen, folgt mit großer Regelmäßigkeit darauf jedesmal eine Zone, wo ein Kern hinter dem andern liegt und entsprechend dem geringen, runden Querschnitt des Fadens eine langgestreckte, cylindrische Form nimmt. Diese Zone ist in der Regel viel länger entwickelt als in der diesbezüglichen Figur. Durchweg schließt sich daran eine Anschwellung des Fadens an, die ihre Ursache in der regen Kernvermehrung hat, die mit einem Male hier einsetzt. Die Folge dieser Teilungen ist ein wahres Drängen der Kerne und eine unverhältnismäßige Plasmaarmut der Region. Der Mitose aus dieser Gegend gehören die Fig. 94 bis 98 an. Die Äquatorialplatte gestattet infolge der Ver-

klumpung der Chromosomen keine Zählung derselben. Anaphase und Telophase weisen nichts Besonderes auf.

Um die Teilfäden des Endfilamentes wird ein interessantes Faserstützsystem ausgebildet, das Gross, der eine kurze Schilderung der Morphologie des Grillenovars gibt (1903), entgangen ist. Mit Eisenhämatoxylin lassen sich starre, solide Fasern darstellen, die rings

Textfig. 3.



Endfaden eines Ovariums von *Gryllus campestris*. Ausbildung der Stützfäden.

um die Fäden ihnen entlang ziehen (s. Textfigur 3). Das Studium ihrer Entstehung lehrt, daß sie in besonderen Zellen gebildet werden, die an den beiden Polen des ovalen Kerns körnige Granulationen aufweisen. Der Plasmaleib der Zelle ist spindelförmig, und in den langen Ausläufern derselben ordnen sich die granula hintereinander an. Ein allmähliches Dichterwerden und Aufschließen derselben bringt endlich einen kontinuierlichen Faden zustande (s. Textfigur 3). Analoga zu einer solchen Bildung fibrillärer Strukturen bietet die Literatur in Menge. Als zwei besonders schöne seien die Ergebnisse

Flemmings über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen (1897) und Godlewskis über die der Muskelfibrillen (1900) angeführt. —

Auf die Endfilamentzellen folgen Ovogonien; von dieser Stelle an schwillt jeder Faden und damit das ganze Organ beträchtlich an, so daß es etwa die Form einer Zwiebel bekommt. Die Größe und Zahl der Ovogonien und das allmählich sich steigernde Wachstum der Eier ist daran schuld.

Aus Gründen, die erst in der Folge ersichtlich sein werden, haben wir das Filament so eingehend geschildert. Ebendeshalb müssen wir uns auch noch mit der Frage nach den Beziehungen zu den Ovogonien beschäftigen. Ist das Endfilament ein keimbereitendes Organ oder nicht? Während die älteren Autoren auf Grund von Ovarien, bei denen beide Teile offenbar ohne jede Grenze kontinuierlich ineinander übergehen, der Ansicht waren, daß sich die Ovogonien aus den Endfilamentzellen herleiten lassen, und z. B A. Brandt (1878) gerade auf Grund der Kenntnis des Grillenovariums dafür eintritt, bestreiten dies die neuen Untersuchungen auf das entschiedenste. Einmal sehen zahlreiche embryologische Forschungen in den Endfilamentzellen Epithelzellen und geben ihnen den gleichen Ursprung wie diesen, und ferner besteht eine Hauptstütze ihrer Ansicht in dem häufigen Vorkommen querer Scheidewände zwischen beiden Teilen, die von einer Tunica propria gebildet werden. Allerdings tritt diese Scheidewand in vielen Fällen erst im fertigen Ovar auf! Manchmal aber ist gar nichts davon zu finden (so bei *Gryllus* nach Gross). Aus solchen Gründen entscheidet sich auch J. Gross (1903) auf Grund einer ausgedehnten Untersuchung dahin, daß Endfilament und Keimzone nichts miteinander zu tun haben, und wir müssen uns, da uns eigene Beobachtungen nicht zu Gebote stehen, dieser herrschenden Ansicht anschließen[1]).

3. Die Ovogonienteilungen.

Wir würden keine so eingehende Darstellung des Endfilaments gegeben haben, wenn es nicht für die nun zu schildernden Ovogonien von großer Bedeutung wäre, ob sie von diesem abstammen oder nicht. Die Ovogonienkerne sind viel größer als die des Filamentes, und während diese als einziges Charakteristikum einen sehr großen echten Nucleolus aufweisen, begegnen wir in jenen einer merk-

[1]) Mc Gill (1906) leitet in ihrer Libellenovogenese die Keimzellen von den Endfilamentenzellen ab.

würdigen Differenzierung des Chromatins. An der Kernmembran liegt eine chromatische Kappe, wie ein dünner häutiger Belag. Querschnitte zeigen ihn halbmondförmig, Ansichten von oben als ansehnliche, stets stark vacuolisierte Platte mit unregelmäßig ausgefransten Rändern (Fig. 99—103). Der übrige Kernraum ist von einem mehr oder minder aufgelösten Chromatingebälk durchzogen, je nach dem Grade, in dem es sich zu den folgenden Teilungen rüstet. Häufig kommt es vor, daß der Körper sich in zwei ungleiche Teile teilt, die dann während des ganzen weiteren Schicksals getrennt bleiben. Im Plasma, das von Zellgrenzen nur recht wenig aufweist, finden sich feingranulierte Mitochondrien.

Da wir uns, wie wir oben auseinandergesetzt, auf den Standpunkt stellen, daß diese Zellen nicht von den Endfilamentzellen abstammen, und da der chromatische Körper sich in allen Ovogonien findet, ohne daß irgendwo von einer Art Entstehung etwas zu beobachten ist, müssen wir ihn als einen wesentlichen Bestandteil der Geschlechtsdrüse ansehen. Die Schilderung seines Verhältnisses zu den Ovogonienteilungen wird diese Ansicht bestätigen.

Schritt für Schritt lassen sich die Veränderungen des Chromatins vor der Mitose beobachten. Eine allmähliche Konzentrierung des Chromatins an einigen Punkten des achromatischen Gerüstes führt schließlich zu einer Menge bereits wohl ausgebildeter Chromosomen mit scharfen Konturen. Ein genaueres Zusehen lehrt uns, daß wir es mit Tetraden zu tun haben. Die Chromosomen sind bald in die Länge gestreckt, mit stumpfen Enden und einem deutlichen Querspalt, bald ist ein Längsspalt zu sehen, bald regelrechte kreuzförmige Tetraden. So merkwürdig dieses Vorkommen in Ovogonien auch ist, wurde es doch von Giardina (1901) bereits für *Dytiscus* beschrieben. Der Chromatinkörper ist inzwischen kompakter geworden, die Vacuolen sind wenigstens teilweise geschwunden. Er ist von der Wand in das Innere des Kerns gelangt, wo er, meist mehr abgerundet, bis zur Auflösung der Membran verharrt.

In Fig. 107, die ein typisches Situationsbild der gegenwärtig behandelten Zone des Eistrangs darstellt, liegen unmittelbar hinter den letzten Kernen des Filaments zwischen zwei der Teilung vorausgehenden Zellen mit dem wandständigen Körper zwei Mitosen, die uns mit dem folgenden bekannt machen sollen. Die eine, auf dem Monasterstadium, zeigt, von der Seite gesehen, die Chromosomen, deren Längsachse parallel den Spindelfasern liegt, und eine tonnenförmige Centralspindel. Der accessorische Körper, wie wir

das fragliche Chromatingebilde einstweilen nennen wollen, liegt etwas im Bogen um die Äquatorialplatte herum, an deren Peripherie und zeigt keinerlei Beziehungen zu den Spindelfasern. Er erscheint nun solid, an beiden Enden — an dem einen allmählich, an dem andern ziemlich plötzlich — spitz auslaufend. Im Plasma begegnen wir feinstaubförmig verteilten Massen von Mitochondrien, die rings um die Spindel gelagert sind.

In der Folge werden die Chromosomen quer durchgeteilt und was das Wichtigste ist, der Chromatinkörper rückt nach dem einen Pol. Die nebenliegende Anaphase illustriert dies. An einem Pol liegt der hier ausgebuchtete Körper, der andre weist nichts dergleichen auf. Den Verbindungsfasern sind dichte chromatische Massen eingelagert, die nach der Mitte zu am dicksten sind und nach den Polen allmählich auslaufen. Sie sind als Reste bei der Chromosomenteilung aufzufassen, als Abfallsprodukte, ähnlich den Zellplatten.

Daß es sich in dem ungleich zur Verteilung gelangenden accessorischen Körper um ein recht nieder organisiertes Gebilde handelt, beweist die große Variabilität seiner Form und Konsistenz bei dieser Mitose. Fig. 111 zeigt ihn in einer ähnlichen unregelmäßigen Form, die Fig. 108 jedoch als einen ovalen Nucleolus mit zwei Vacuolen, wie er bereits einem Pol genähert ist. Auch hier nimmt er keinerlei Anteil am Aufbau der Spindel und steht in keiner Beziehung zu den Spindelfasern. Dieses Bild erinnert in hohem Grade an die Fälle, wo das Kernkörperchen bei der Reifeteilung von Eiern lange Zeit neben der Spindel erhalten bleibt, wie dies beispielsweise Obst (1899) für *Limax*, Boveri (1890) und Häcker (1899) für *Echinus microtuberculatus*, Korschelt (1895) für *Ophryotrocha* schildern. Das Schicksal ist jedoch ein völlig verschiedenes von dem dieses Nucleolus, der ins Plasma gestoßen wird und dort zugrunde geht. Von oben gesehen bietet die Äquatorialplatte ein verklumptes Bild, ähnlich dem der Endfilamentmitosen, das keine Zählung gestattet. An der Peripherie ist natürlich stets der accessorische Körper zu finden. Ist dieser im Ovogonium in zwei Teile zerfallen, so finden sich auch in der Mitose die beiden Nucleoli (Fig. 110). Auf das Stadium der Anaphase, das die Chromosomen noch wohlerhalten zeigt, folgt in der Telophase zu Beginn der Kernrekonstruktion eine eigenartige unregelmäßige Verschmelzung der Chromosomen. Leider sind Zellen in diesen Stadien, die in verschiedener Hinsicht sehr wichtig sind, überaus selten. Während Monasterstadien sich zahlreich finden, scheint die Neubildung der Tochterkerne überaus rasch

vor sich zu gehen. Zunächst wird von den Chromosomen ein Wabenwerk gebildet, das auf eine ziemlich flüssige Konsistenz derselben hinweist. Dabei können die beiden Tochterkerne durch eigentümliche fädige Fortsätze noch miteinander in Verbindung stehen (Fig. 112). Inwieweit diese Fäden noch von den Chromosomen eingezogen werden und wie viel von ihnen abgestoßen wird und bei dem Aufbau der Zellplatte Verwendung findet, läßt sich schwer entscheiden. Wissen wir doch über die Bedeutung der Chromatinteilchen, die sich fast bei jeder Mitose zwischen beiden Tochterplatten finden, nur sehr wenig. Die große Variabilität auch innerhalb des einzelnen Falles spricht allerdings sehr dafür, daß es sich meist um unwichtige Begleiterscheinungen handelt. In dem verbindenden Faserband ist wie gewöhnlich eine allmähliche Verdichtung infolge der Einschnürung in der Mitte zu konstatieren, die zur Folge hat, daß die anfangs lockere und breite Zellplatte klein und dicht wird.

In Fig. 115 ist dieses Stadium erreicht. Die Tochterchromosomen lockern sich bereits zu einem Knäuel, der accessorische Körper liegt unmittelbar über dem einen Tochterkern.

Den nächsten Moment in den Präparaten zu finden, gelang nicht. Es fanden sich nie Kerne, die noch die Andeutung einer eben stattgehabten Teilung aufwiesen und bereits eine Membran besaßen. Die Kerne befanden sich vielmehr immer bereits im Ruhestadium und wiesen den accessorischen Körper in ihrem Innern auf, soweit es sich um Ovocyten handelte. Daraus und aus den eben geschilderten Tatsachen von der Wanderung des accessorischen Körpers nach einem Pol, eines Körpers, der nie auch nur die leiseste Andeutung auffinden ließ, daß er sich teilen könne, was bei seiner Strukturlosigkeit auch kaum denkbar wäre, dürfen wir schließen, daß derselbe tatsächlich nur in einen Tochterkern gelangt, und zwar in die Ovogonie. Denn das andre Teilprodukt muß notwendig eine Zelle ohne den Körper sein, also eine von den kleineren, indifferenten Zellen, die überall zwischen den Ovogonien liegen und teils, wie noch geschildert werden wird, degenerieren und als Nährzellen, fungieren, teils an der Bildung der Follikel sich beteiligen.

Da sich ab und zu Mitosen finden, bei denen sich der accessorische Körper zwar beteiligt, die Chromosomen aber beträchtlich kleiner sind (Fig. 113, 114), müssen wir schließen, daß verschiedene solche differenzierende Teilungen stattfinden, doch können wir nach dem Bau des Ovariums hierüber keine so exakten Angaben machen, wie dies Giardina (1901) gelungen ist, der der Gewährsmann für

das einzige in der Literatur sich findende Analogon ist, den bekannten Chromatinring in den Ovogonien von *Dytiscus*.

Auch er fand an der Stelle, wo der Endfaden aufhört, größere Zellen, Ovogonien, denen, wie bei *Gryllus*, im Gegensatz zu den Filamentzellen Nucleolen fehlen. Ihre Vermehrungsteilungen bieten zunächst nichts Besonderes. Die vier letzten Teilungen dieser Ovogonien dagegen unterscheiden sich von den vorausgehenden. Das Chromatin differenziert sich vorher in zwei Teile, ein Teil verdichtet sich an einer Seite des Kerns und überzieht von da wie eine Haut, die der Membran angeschmiegt ist, den übrigen freien Raum des Kerns, in dem die etwa 40 allmählich sich ausbildenden Chromosomen liegen. Diese unorganisierte Masse wird bei der nun folgenden Mitose homogen und reich vacuolisiert, ihr Volumen etwas reduziert. Nach der Ausbildung der Spindel liegt sie als ein völlig geschlossener Ring um die Aquatorialplatte. Als solcher rückt sie nach einem Pol und gelangt in einen Tochterkern, der andre geht leer aus. Diese differenzierende Teilung wiederholt sich noch dreimal, so daß das Endresultat 16 Zellen sind, von denen nur eine den Ring erhielt; die 15 andern sind die rosettenförmig angeordneten Nährzellen, die mit der Geschlechtszelle noch in Zusammenhang stehen.

Die Parallele mit unsrer Schilderung liegt auf der Hand. Die ungleiche Verteilung, die Vacuolisierung des Körpers, die Art, wie er während der Ruhe des Kerns der Membran anliegt, entsprechen völlig dem Verhalten des accessorischen Körpers bei *Gryllus*, nur daß bei *Dytiscus* alle diese Merkmale gesteigert und mehr in die Augen springend erscheinen[1]). Auseinandergehen die Angaben über das Auftreten des Körpers. Giardina läßt die Differenzierung der zwei Chromatinsorten erst vor den differenzierenden Teilungen erfolgen. Bei *Gryllus* geht unsre Ansicht dahin, daß auch in frühen Ovogonien der Körper sich findet, da wir eine Abstammung der Ovogonien von Endfilamentzellen, besonders in Hinsicht auf die diesbezüglichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ablehnen zu müssen glaubten. Würden sich die Geschlechtszellen jedoch vom Endfilament ableiten, dann wären auch wir gezwungen, eine Entstehung des accessorischen Körpers de novo anzunehmen, und die Übereinstimmung mit Giardina

---

[1]) Der Liebenswürdigkeit, mit der mir Herr Dr. R. Goldschmidt und Herr Ruhwandl diesbezügliche Präparate überließen, verdanke ich die eigene Anschauung dieser Vorgänge, die mich in dieser Überzeugung nur bestärkt hat.

erstreckte sich auch auf diesen Punkt. Leider sind dessen Angaben gerade über die Entstehung der Differenzierung im Kern reckt lückenhafte!

4. Das Bukettstadium und die Tetradenbildung.

Nach der letzten Vermehrungsteilung lösen sich die Chromosomen rasch im Reticulum auf. Das Chromatin, das anfangs dichte Centren im Gerüst gebildet, verteilt sich überall im Kern und erfüllt ihn schließlich in einem feinen Netz. Hier handelt es sich zunächst zweifellos um ein Kernnetz und nicht um ein Spirem. Außerdem findet sich der bewußte Chromatinkörper bald an der Membran, bald mehr in der Mitte des Kerns liegend, unter Umständen in zwei Stücke zerfallend. Er scheint sich zum Teil an dem allmählichen Aufbau des Netzwerks zu beteiligen, wenigstens sind oft feine chromatische Fäden zu beobachten, die von ihm ausgehen. Wenn aus dem Netzwerke sich nun Schritt für Schritt einzelne Fäden herausbilden, erscheinen diese Beziehungen etwas deutlicher. Auf Stadien, wie Fig. 117 eines wiedergibt, besteht sogar eine gewisse Orientierung der Fäden nach ihm hin. Diese werden immer schärfer umrissen und erfüllen schließlich den ganzen Kern mit einem wirren Knäuel, in dem wir nun individualisierte Fäden annehmen müssen (Fig. 116—118).

Unter diesen tritt bald die Tendenz auf, sich polar anzuordnen, und zwar nach dem dem accessorischen Körper entgegengesetzten Pol. Eine wechselnde Zahl dünner Fäden zieht von diesem durch den immer freier werdenden Kernraum zu dem Knäuel (Fig. 119). Ob es sich hier bloß um allmählich sich lösende mechanische Verklebungen handelt, oder ob dabei eine Substanzabgabe vor sich geht, möchte ich nicht entscheiden. Der Körper selbst ist vor- und nachher etwas vacuolisiert. Tatsache ist, daß sich diese Beziehungen immer nur während der Bildung des leptotänen Bukettstadiums, denn um die handelt es sich ja hier, beobachten lassen; auf Stadien, wo man von einer definitiven Ausbildung desselben reden kann, ist hiervon nichts mehr zu konstatieren.

Hingegen hat dann der accessorische Körper andre interessante Wandlungen durchgemacht, die wir jetzt besprechen müssen. Fig. 120 zeigt ein frei im Kern aufgehängtes Bündel von Schleifen, die nach dem Pol orientiert sind, an dem im Plasma überaus dichte Mitochondrienmassen auftreten. Die Schleifen sind noch dünn, wenn auch nicht so zart wie im Stadium des Knäuels; von einem Längsspalt ist noch nichts zu sehen. Der accessorische Körper aber schickt nach

diesem Pol einen fein auslaufenden Fortsatz. Von der Seite gesehen bietet er ein andres Bild als von der Fläche (Fig. 122, 125). Wir müssen ihn uns als einen platten, schildförmigen Körper vorstellen, der der Membran großenteils anliegt. Nach der Polseite hin verjüngt er sich mehr oder minder plötzlich (Fig. 126). Die Folge dieses Vorganges ist der Verlust an chromatischer Substanz, der sich in verschiedener Weise äußern kann. Die Regel ist, daß der Körper stark vacuolisiert wird. Nach allen Seiten ist er dann von relativ großen Bläschen durchsetzt, die ihm ein traubiges Aussehen geben (Fig. 125, 127), oder aber es wird die ganze chromatische Masse in runde Körner geformt, die einer nun sichtbar werdenden achromatischen Unterlage aus Nucleolarsubstanz eingebettet sind. Eine dritte Möglichkeit stellt der Fall dar, daß am stumpfen Ende eine achromatische Partie mit Eosin oder Bleu de Lyon sich färben läßt (Fig. 129, 120).

Wir haben es also hier mit einem Vorgang zu tun, der völlig übereinstimmt mit dem von Wassilieff (1907) bei *Blatta* und von mir im vorhergehenden bei zahlreichen andern Orthopteren beschriebenen Abströmungszustand des accessorischen Chromosoms! Hier wie dort der Fortsatz nach dem Pol, die Vacuolenbildung, das gleichzeitige Auftreten einer Mitochondrienmenge im Plasma. In einem Fall macht diesen Prozeß ein organisiertes Chromosom durch, im andern eine unorganisierte Chromatinmasse. Die Schlüsse, die wir aus dieser Parallele ziehen müssen, werden sich im allgemeinen Teil finden. Daß wir in diesen Vorgängen den Austritt von Chromatin ins Plasma sich abspielen sehen, haben wir bei der Behandlung des accessorischen Chromosoms während des Bukettstadiums bereits ausführlich auseinandergesetzt. Es sei hier bei diesem besonders eindeutigen Fall noch einmal darauf zurückgewiesen.

Man beachte, wie in Fig. 122 der massige, völlig vacuolisierte Körper einen überaus feinen Fortsatz aussendet, der genau bis zu der Stelle zu verfolgen ist, wo die Chromosomenschleifen sich vereinen! Wenn der Körper auf dem Ovogonienstadium in zwei Komponenten zerfiel, so finden sich diese während des Bukettstadiums wieder. Ob beide dann einen Abströmungsfortsatz bilden, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. Ausgeschlossen ist es z. B. nach Fig. 124 keineswegs.

Während dieser Vorgänge am accessorischen Körper schreitet zunächst die Verdichtung der Schleifen nach dem Pol zu fort. Sie erreicht ihren Höhepunkt in Fig. 121 und 116, wo wir einen dichten, tiefschwarzen Knäuel vorfinden, in dem bei geringer Differenzierung

kaum etwas von dem Aufbau aus einzelnen Fäden zu erkennen ist. Wir können dieses Stadium Synapsis nennen, wenn wir uns auch wohl bewußt sind, daß mit diesem Namen, der für die verschiedensten Verklumpungen angewendet wird, nichts weiter über die Bedeutung des Vorganges ausgesagt wird.

Aus dieser Synapsis, die ein modifiziertes Bukettstadium darstellt, geht allmählich wieder ein lockeres Bukett hervor, an dem die Vorgänge der Tetradenbildung sich abspielen. Soweit es sich konstatieren läßt, stets in der Mitte der Schleifen, also an dem von der gemeinsamen Anheftungsstelle am weitesten entfernten Punkt, tritt ein achromatischer Querspalt auf. Die Ränder dieses Spaltes sind scharf abgeschnitten und lassen eine Verwechslung dieses wichtigen Moments mit etwa zufällig gerissenen oder auch etwas ungleich granulierten Fäden mit Sicherheit ausscheiden, ganz abgesehen davon, daß die Fäden im übrigen unverletzte Konturen besitzen. An zwei Stellen ist dieser Querspalt in Fig. 123 zu finden. In dieser Zelle liegt der accessorische Körper nicht im Schnitt. Es ist überhaupt kein seltenes Vorkommen, daß derselbe durch die Fixierung oder durch das Mikrotommesser in eine unnatürliche Lage gebracht wird, unter Umständen sogar ins Plasma, was bei einem relativ so großen Körper, der ohne Zusammenhang mit dem achromatischen Gerüst an einem oft überaus feinen Faden in einem Flüssigkeitsbläschen aufgehängt ist, nicht Wunder nehmen darf.

Während des Auftretens des Querspaltes oder etwas später beginnt die Längsspaltung der Schleifen sichtbar zu werden. Wo diese günstig liegen, entspricht ein Mikrosom der einen Spalthälfte genau einem solchen der andern, wie wir dies bei *Oedipoda* auch beobachtet haben. Ebensowenig wie dort können wir hier Stützen finden für die Annahme einer parallelen Konjugation der Fäden. Schon das allmähliche Dickerwerden der Schleifen, das *Gryllus* aufweist, spricht entschieden gegen die Theorie, die das Vorhandensein dünner und dicker Fäden ohne jeden Übergang fordern muß. Auch ist der interessante Fall, daß der accessorische Körper einen etwas längeren Faden ausschicken kann, der dann auch deutlich längsgespalten wird, ein Gegenbeweis gegen die Konjugationslehre. Wo bleibt hier die Konjugationsmöglichkeit (Fig. 126)!

Immer war während der polaren Verdrängung der Chromosomenschleifen im Kernraum das Vorhandensein eines achromatischen Netzwerkes zu konstatieren.

Erwähnen möchte ich noch, daß Bilder, wie Fig. 120 in der

Literatur häufig als ein Stadium der Aufsuchung der Chromosomenenden angesehen werden, z. B. von Miss Stevens für Coleopteren: ich halte diese Vorkommnisse jedoch für Kunstprodukte, die dadurch entstanden sind, daß beim Fixieren oder Schneiden die Schleifen zerrissen wurden, wozu sie ja allerdings an dieser Stelle durch das Vorhandensein einer achromatischen Brücke besonders prädestiniert erscheinen.

Wir haben demnach für das *Gryllus*-Ovarium einen gleichen Modus der Tetradenvorbereitung angetroffen wie in der Oedipodenspermatogenese. Bezüglich der Stellung dieses Typus zu den übrigen Orthopterenangaben sei deshalb auf die dort gemachten Bemerkungen zurückverwiesen.

5. Auflösung des Buketts und Bildung des Eikerns.

Nach der Längs- und Querteilung der Schleifen geht das Bukettstadium rasch seiner Auflösung entgegen. Einzelne Schleifen trennen sich von ihrem Aufhängepunkt und liegen schon frei im Kern, andre halten länger an ihrer Orientierung fest. Das achromatische Gerüst tritt allmählich deutlicher hervor, als es während des Bukettstadiums der Fall war, und die Chromatinfäden gehen wieder Beziehungen zu ihm ein (Fig. 130—136). Den weiteren Weg zeigen die Fig. 137 bis 142. Die Tetradenchromosomen liegen willkürlich im Kern verteilt; nur hin und wieder ist an ihrer Stellung eine schwache Reminiszenz an die Periode der polaren Orientierung zu erkennen. Auch die achromatische Brücke kommt ab und zu auch jetzt noch zur Beobachtung. Während nun aber auf die diesen völlig entsprechenden Bildern, die ich von *Oedipoda* beschrieben, eine fortgesetzte Verkürzung der Chromosomenfäden folgt, die dort zur Bildung definitiver Tetraden führt, geht hier in der Ovogenese der Prozeß in dem entgegengesetzten Sinne weiter. Die chromatischen Granulationen der Tetraden werden feiner und lockerer, zwischen ihnen tritt die achromatische Grundlage, in die sie eingebettet sind, immer deutlicher zu tage. Hand in Hand mit dieser Auflockerung geht zunächst ein Deutlicherwerden des Längsspaltes (Fig. 135), das dem häufig geschilderten Stadium des völligen Auseinanderweichens der Teilfäden entspricht (z. B. Popoff [1907] bei *Paludina*): schließlich aber erfolgt eine völlige Auflösung der Tetraden. Die achromatische Substanz nimmt an Ausdehnung zu, die granulae erscheinen in ihr völlig regellos verteilt. Zunächst sind es noch breite Bänder, die den Kern durchziehen (Fig. 136); aber auch diese lösen sich auf und zerfasern

in flockige Massen, die den Kern gleichmäßig durchsetzen. In den etwas dichteren Ansammlungen bleiben aber doch stets feine, schwach färbbare granulae zu sehen, die die letzten Reste der Tetradenchromosomen darstellen (Fig. 137, 138, 142).

Wir haben nun noch das Schicksal nachzuholen, das der seltsame Chromatinkörper währenddem erleidet, den wir verließen, als er im Bukettstadium den Fortsatz gebildet und dadurch an chromatischer Substanz verloren hatte. Er war so entweder traubig vacuolisiert oder fein granuliert worden. Mit der Auflösung des Buketts geht er seines Fortsatzes verlustig. Die Regel ist, daß er sich abkugelt und daß einzelne meist kleinere Stücke von ihm abbröckeln; zuweilen allerdings liegt er auch mit der typischen Keulenform noch lange Zeit an der Membran. Variabel wie seine Form ist seine Struktur; bei deren Deutung spielt allerdings der Grad der Extraktion eine große Rolle. Selten ist der Fall, daß er noch eine Weile vacuolisiert bleibt, wie in Fig. 131. Hier haben wir ein Gebilde, das vollkommen durchsetzt ist von Vacuolen aller Größen bis zu solchen von ganz beträchtlicher Ausdehnung, wie sie bisher nie zu beobachten waren. In der Regel treten uns einzelne tiefgeschwärzte rundliche Brocken entgegen, die sich meist bei stärkerer Extraktion an günstigen Stellen als ein Haufen runder Körner mit einem kompakten Centrum herausstellten (Fig. 132).

Einen besseren Einblick in die sich nun abspielenden Vorgänge gewährt erst die Anwendung einer Delafield-Hämatoxylin- und Eosinfärbung. Selbst bei starker Eosinfärbung behält dann noch der accessorische Körper und seine Derivate die blaue Farbe. Rundliche oder mehr lappige, an Amöben erinnernde Gebilde, die ein stets rundes Centrum besitzen, liegen im Kern; der von dem kompakten Centrum freie Teil färbt sich blasser und ist von kleinen dunkleren Kugeln vollkommen durchsetzt. Zwei kleinere Körper mit je einem kleineren Centrum können einen größeren vertreten. Gleichzeitig liegen im Kern ein oder zwei ganz schwach chromatische Nucleolen, hie und da mit einem sich plasmatisch färbenden Ring (Fig. 139, 140).

Der weitere Zerfall der Körper geht von dem Centrum aus; von diesem lösen sich immer mehr Körnchen ab, gleichzeitig schwindet die Substanz, in die sie eingelagert waren und die sie zusammengehalten hatte. Die Körner verteilen sich mehr und mehr. Anfangs liegen sie noch mehr in Gruppen beieinander, eine centrale dichtere Anhäufung ist auch noch vorhanden. Aber auch diese schwindet, und der Endzustand des Prozesses ist der, daß der in-

zwischen enorm gewachsene Kern gleichförmig von einem Liningerüst durchsetzt ist, das zwei Sorten von Granulationen aufweist, die von verschiedener Größe und verschiedener Abstammung sind. Einmal sind dies die gleichmäßig verteilten, ziemlich großen Kügelchen, in die der accessorische Körper zerfiel. Sie färben sich intensiv mit Eisenhämatoxylin im Gegensatz zu der andern Sorte, die sich nur schwach färbt, viel kleiner ist und in der ich die Reste der Chromosomen sehe (Fig. 142).

Während dieser Vorgänge ist das Plasma von den feinen Körnern des Chromidialapparates allmählich gleichförmig durchsetzt worden. Die eigentliche Dotterbildung beginnt regelmäßig in dem von dem Ausführungsgang abgewandten Teile des ovalen Eies. Irgendwo im Plasma tritt gleichzeitig ein dichter rundlicher Dotterkern auf. Eine eingehendere Schilderung der Plasmavorgänge liegt jedoch nicht im Rahmen dieser Untersuchung. Erwähnt sei nur noch, daß etwa nach dem Zerfall des Buketts eine zweite Sorte von Chromidien auftritt. Neben den feinen Körnchen liegen lange starre Nadeln, die an den Enden spitz auslaufen. Der Gedanke an Kristallnadeln, die auf künstlichem Wege entstanden sind, liegt natürlich nahe. Trotzdem erscheint er mir als abzulehnen; einmal, weil sich die Nadeln immer nur von einer gewissen Zone an finden, und ferner, weil sie häufig eine tangentiale Lage rund um den Kern einnehmen, entsprechend dem häufigen Verhalten mehr fädiger Chromidien.

Die Frage nach dem weiteren Schicksal der beiden Chromatine des Eikerns, die sich nun erhebt, kann leider heute noch nicht beantwortet werden, da, wie eingangs schon erwähnt wurde, eine Untersuchung der Reifung und Befruchtung noch nicht gelang. Ich möchte es daher auch unterlassen, an dieser Stelle mehr oder minder wahrscheinliche Vermutungen anzustellen.

Allgemeiner Teil.

1. Kernplasmarelation und Geschlechtszelle.

Wir haben eine Schilderung der morphologischen Verhältnisse gegeben, wie wir sie in der Spermatogenese der Heuschrecken und der Ovogenese von *Gryllus* angetroffen haben, und uns dabei befleißigt, theoretische Ansichten scharf zu scheiden von den beobachteten Tatsachen. Nun obliegt es uns, an der Hand dieser Tatsachen Stellung zu nehmen zu mannigfachen theoretischen Fragen. Wenn

diese Erörterungen einen etwas breiten Raum einnehmen werden, so muß dies mit dem Hinweis entschuldigt werden, daß das Studium der Geschlechtszellen in hohem Grade geeignet ist, Allgemeinvorstellungen über Plasma und Zelle zu erlangen.

Zwei verschiedene Gruppen von theoretischen Versuchen müssen wir trennen; auf der einen Seite großzügige Erklärungsversuche, die die ganze wunderliche Kette von Erscheinungen, die ein Spermatogonium oder Ovogonium durchläuft, mit einem Blick zu fassen und mit einem Prinzip zu deuten versuchen, und auf der andern Seite Theorien, die eine einzelne Erscheinung herausgreifen und zu ihrem Gegenstand machen, um ihr dann natürlich eine möglichst allgemeine Bedeutung zu erkämpfen.

Zu der ersten Gruppe können wir eigentlich nur eine rechnen, die Theorie, zu der R. Hertwig den entscheidenden Grund gelegt hat, und die von seinen Schülern, insbesondere in letzter Zeit von M. Popoff, weiter ausgebaut wurde.

Ihre Grundlage ist die Kerplasmarelationstheorie R. Hertwigs. Nach ihr bedarf die Zelle, wenn sie sich soll teilen können, einer gewissen Spannung zwischen Kern und Plasma, die in den Größenverhältnissen beider zum Ausdruck kommt. Eine rasch aufeinanderfolgende Reihe von Teilungen einer Zelle führt hierbei zu einer physiologischen Schwächung der Teilungsenergie, ein Zustand, der beispielsweise am Ende einer großen Anzahl vegetativer Teilungen in einer Ciliatenkultur auftritt — die Depression Hertwigs. Eine ebensolche Depression nimmt der Begründer dieser Lehre auch für die ganz jungen Spermatocyten bzw. Ovocyten an; hier wird sie durch die rasch aufeinanderfolgenden Teilungen der Urgeschlechtszellen herbeigeführt, die zur Folge haben, daß die Größe des Kerns im Verhältnis zum Plasma immer mehr zunimmt, bis der Prozeß seinen Höhepunkt in den unverhältnismäßig plasmaarmen Spermatocyten erreicht. Der Endzustand dieses Vorganges entspricht so der infolge gleicher Ursachen entstandenen Hyperchromasie alter Infusorienkulturen. Hier wie dort äußert sich derselbe durch eine Teilungsmüdigkeit der Zelle. Das Ruhestadium, in dem die Geschlechtszellen verharren, bevor die Wachstumsperiode beginnt, entspricht der Zeit, in der die Infusorien aufhören, zu assimilieren und sich zu vermehren, bis eine teilweise Abstoßung und Resorption des Makronucleus oder das Auftreten des Konjugationstriebes zu einer Reorganisation des Kernapparates führen und damit eine neue Teilungsperiode einleiten.

In dieses Stadium der Erschöpfung fällt bei den Geschlechtszellen das wichtige Diplotänstadium, auf dessen Erklärung es Hertwig besonders ankam. Es fügte sich nun als eine infolge der Depression nicht völlig durchgeführte Kernteilung zwanglos in den ganzen Gedankengang. Obwohl Hertwig nicht der erste war, der das Diplotänstadium als eine unterdrückte Teilung auffaßte, sondern neben Häcker (1892) und Meves (1895) bereits Woltereck (1898) dies bei der Ovogenese von *Cypris* ausgesprochen hatte, war doch er derjenige, der einerseits eine physiologische Begründung beigebracht hatte und andrerseits die weiteren Konsequenzen aus dieser Auffassung zog.

Das Riesenwachstum der Eier war immer ein etwas ungeklärtes Problem gewesen und die einzige Erklärung, die man dafür gegeben hat, das Ei brauche eben Nahrungsstoffe für den neuen Organismus, keine Erklärung und nicht viel mehr als eine Umschreibung der Tatsache. Zudem hat Hertwig mit vollem Rechte darauf hingewiesen, daß damit das vorübergehende Wachstum der Spermatocyten ungeklärt bleibe, bei denen nicht auf eine möglichst große dotterreiche, sondern eine möglichst bewegliche, also kleine Zelle, das Spermatozoon, abgezielt würde. R. Hertwig erklärt sich nun die Wachstumsperiode der Ovo- und Spermatocyten auf die gleiche Weise wie die Bildung der Riesenzellen, durch die unterdrückte Teilung der Chromosomen im Diplotänkern. Diese ermöglicht ein Wachstum des Plasmaleibes, die Fähigkeit der regelrechten Teilung der Zelle aber ist infolge ihrer Depression genommen. Mit andern Worten: es wird eine Hilfshypotese herbeigezogen, daß die Depression in erster Linie in einer solchen eines »Teilungschromatins« liege und ein zweites »trophisches« Chromatin von dieser Depression nicht berührt werde, sondern vielmehr die Fähigkeit, sich zu vermehren und dadurch ein Wachstum des Plasmas zu befördern, beibehalte. Der Vorgang wird dadurch also den bekannten Erscheinungen völlig analog, die wir durch Gerasimoffs Experimente an *Spirogyra* (1901) kennengelernt haben, wo durch künstliche Verdoppelung der Chromatinmenge einer Algenzelle auch eine entsprechende Volumenzunahme des Plasmas erzielt wurde.

Das sind die Grundlagen, die Hertwig auf rein theoretischem Wege zu einer einheitlichen Auffassung der Verhältnisse gegeben hatte.

Seine Schüler (Wassilieff, Marcus und vor allem Popoff) haben diese Ansichten auf ihre Untersuchungen angewandt. Wassi-

LIEFF zunächst hat den Begriff der unterdrückten Teilung erweitert, indem er klumpige Kontraktionen, die er in jungen Spermatocyten von *Blatta* fand, tetradenähnliche Verdichtungen des Chromatins an einzelnen Punkten des Reticulums, vor der Bildung des Bukettstadiums beschrieb. Er faßt diese »Pseudotetradenbildung« (MEVES 1895), auf die eine staubförmige Auflösung des Chromatins folgt, ebenfalls als eine unterdrückte Teilung auf und schließt sich der Begründung dieser Unterdrückung an, die HERTWIG gegeben hatte. Da er eine gleiche Erklärungsmöglichkeit für das spätere Diplotänstadium mit keinem Wort erwähnt, scheint er hier mit HERTWIG nicht übereinzustimmen. Er leitet vielmehr das ganze funktionelle Wachstum des Kerns, das tatsächlich auch schon lange vor dem Auftreten des Längsspaltes auftritt, von dieser Pseudotetradenbildung ab. In der während des Bukettstadiums erfolgenden starken Mitochondrienausstoßung sieht er einen Vorgang der Regulation, der die Spermatocyten vor einer schließlich drohenden Kernhypertrophie und damit vor einer erneuten Depression bewahrt.

Gleichzeitig mit dieser Darstellung der Spermatogenese von *Blatta* veröffentlichte POPOFF (1907) seine Bearbeitung der Ovogenese von *Paludina vivipara*. Auch er steht in seinen theoretischen Ansichten völlig unter dem Einfluß der neuen Lehre, wenn auch noch eine gewisse Vorsicht in seinen Äußerungen zutage tritt. Er schließt ebenfalls aus der feinen Verteilung des Chromatins, die auf das Bukettstadium der Eizelle folgt und die dem Zustand des Kerns vor der Synapsis völlig gleicht, auf eine stattgehabte Teilungsbehinderung, schreibt jedoch: »Welcher Natur aber die Ursachen sind, welche die Auslösung der Hemmungsprozesse für die Eizelle bewirken, läßt sich vorläufig nicht beantworten«.

Ein neues Moment bringt die Arbeit in die Frage hinein, indem sie neben der Längsspaltung der Chromatinfäden des Buketts auch die darauffolgende quere Segmentierung durch einen achromatischen Spalt auf Kosten der Teilungsbehinderung setzt[1]). Es wird also die ganze Tetradenbildung und damit der Modus der Reduktion in letzter

[1]) Einen Beweis für die Richtigkeit der Ansicht von der abortiven Teilung sieht POPOFF in dem tatsächlichen gelegentlichen Vorkommen dieser Teilungen. Er konnte abnormerweise in den entsprechenden Regionen einmal Mitosen mit längsgespaltenen Chromosomen finden, die mit dem Auftreten des Längsspaltes korrespondierten, und dann an Stelle der bloßen queren Segmentierung Mitosen mit Tetraden in den Äquatorialplatten.

Linie als eine Folge der Depression aufgefaßt, in die die junge Spermatocyte durch die Vermehrungsperiode gelangt ist.

Die ideenreiche Schrift des gleichen Jahres, »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen«, bringt noch eine eingehendere Durchführung der Parallele, die wir schon zu Beginn dieser Übersicht kurz besprochen und die kurz vorher (1907) von R. Hertwig in einem öffentlichen Vortrage »Über die Ursache des Todes« mit schwerwiegenden Gründen in überzeugender Weise vorgetragen worden war. Als ein Ausdruck der Depression werden nun auch die öfters in Spermatogonien vorkommenden maulbeerförmigen Kerne angesehen, und degenerierende Zonen, die bei *Paludina* in regelmäßigen Intervallen auftreten sollen, werden verglichen mit den rythmischen Depressionswellen der Ciliatenkulturen, die der Verfasser zum Gegenstand eingehenden Studiums gemacht hatte.

Ein weiterer Ausbau der Lehre erfolgte in jüngster Zeit durch Popoffs »Experimentelle Zellstudien« (1908). Hier wird durch nicht hierhergehörige messende Untersuchungen bei der Teilung von *Frontonia* das Material für eine Theorie der Teilung auf Grund der Kernplasmarelationslehre beigebracht und zugleich die ganze letztere Lehre in manchen Punkten vertieft und gefestigt. Zugleich wird aber damit eine breitere Basis gewonnen für deren Anwendung auf die Klärung der Vorgänge an den Geschlechtszellen — den uns hier interessierenden Teil der Arbeit.

Das Ganze stellt den Versuch dar, in den Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen lediglich den Ausdruck gewöhnlicher, auch im Soma überall vorkommender Wachstumserscheinungen zu sehen. So benutzt der Verfasser zur Erklärung der eigentlichen Synapsis Moores seine Beobachtungen bzw. Messungen bei der Teilung von *Frontonia*. Dort hatte sich ergeben, daß das Wachstum des Makronucleus zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen in zwei scharf zu trennende Phasen zu trennen ist: ein allmähliches funktionelles Wachstum, während dem der Kern nur wenig an Größe zunimmt, und ein darauf plötzlich einsetzendes »Teilungswachstum«, während dem das Volumen des Kerns rapid steigt. Diese beiden Perioden findet Popoff nun auch in den Geschlechtszellen wieder. Messungen, die er an dem von ihm früher untersuchten Objekte (*Paludina*) und an der von Marcus (1906) studierten *Ascaris mystax*, gemacht hat, bestätigen ihm, daß die Kern- und Plasmagrößen den bei *Frontania* gewonnenen Zahlen entsprechen. Das Leptotänstadium stellt die Phase des funktionellen Kernwachstums dar, den Eintritt des Tei-

lungswachstums bezeichnet die Synapsis. Denn das Wachstum des Kerns besteht in einer plötzlichen intensiven Flüssigkeitsaufnahme desselben. Dieser heftige, unvermittelte Wechsel der osmotischen Verhältnisse des Leptotänstadiums hat centripetale Diffusionsströme zur Folge, die in der centralen Verklumpung des Knäuels (Synapsis) zum Ausdruck kommen. Die im peripheren Kernraum bleibenden Schleifen stellen sich entsprechend der Stromrichtung nach dem Centrum hin ein.

Popoff führt nun weiterhin aus: die allmählich in ruhigere Bahnen gelenkten Strömungen, die immer noch infolge der nun zwar langsameren, aber stetig fortschreitenden Flüssigkeitsaufnahme vorhanden sind, gestatten in der Folge wieder die Auflockerung des Knäuels und eine gleichförmige Verteilung der Fäden im Kernraum. Mit der Zeit tritt jedoch dadurch ein neuer Mißstand für die Zelle ein: der Kern wird schließlich so prall mit Flüssigkeit gefüllt, daß der Druck nach außen zu groß wird und die Kernmembran an ihrer nachgiebigsten Stelle zum Reißen bringt. Das Chromatin quillt in radiär ins Plasma ausstrahlenden Strömen heraus und bildet die bekannte Haube auf dem Kern. Die Schleifen werden von dem Strom mitgerissen und streben daher mit ihren Enden nach dem einen Pol (Bukettstadium). Auf solche Ausströmungsvorgänge werden alle ähnlichen im Plasma sich findenden Strahlungsfiguren, die auf den Kern zu convergieren, zurückgeführt und eine Beziehung derselben zum Centrosom sehr bestimmt in Abrede gestellt.

Trotzdem diese Verminderung der Kernsubstanz eine gewisse Selbstregulation darstellt, wie dies ja auch schon Wassilieff (1907) annahm, kann sich die Zelle doch nicht mehr aus der tiefen Depression, in die sie geraten, erholen. Viele Eizellen gehen tatsächlich auf diesem Stadium zugrunde. In den übrigen äußert sich die Degeneration in der Dotterbildung, die nun energisch einsetzt. Während man bisher allgemein in der Dotterbildung der Eier den Ausdruck einer erhöhten funktionellen Tätigkeit gesehen hat, sieht Popoff in ihr den Ausdruck einer Unfähigkeit, die organische Synthese bis zur Bildung von Protoplasma zu Ende zu führen.

Damit können wir die Schilderung der Popoffschen Theorien abschließen. Wenn wir noch als letzte Konsequenz dieses Versuches, die Geschlechtszellen näher zu den Somazellen zu stellen, die Marcusschen Thymusuntersuchungen (1907, 1908) nennen, in denen er mit Glück durch die gleiche Betrachtungs- und Erklärungsweise eine Reihe bisher unverknüpft dastehender Zellzustände zu einem organischen

Ganzen vereint, indem er gleiche Bedingungen und vielfach gleiche Folgen für Thymus und Geschlechtszellen konstatierte (Vermehrungsperiode, Kernhypertrophie, Synapsis, Degeneration mit Dotterbildung)[1]), so sind wir am Ende des interessanten Entwicklungsganges der Theorie angelangt, zu der R. Hertwig durch seine Auffassung des Diplotänstadiums und durch seine Kernplasmarelationslehre den entscheidenden Anstoß gegeben hat.

Zugunsten einer einheitlichen Darstellung wollten wir dieselbe nicht durch kritische Bemerkungen unterbrechen. Die Einwände, die sich in der Literatur finden, sind entsprechend der Jugend dieser Ansichten nur geringe. Soweit sie sich direkt gegen Teile der oben ausgeführten Theorie wenden, sind nur zwei zu nennen, Vejdovsky (1907) und Grégoire (1908).

Bis zu einem gewissen Grade schließt sich Vejdovsky den Vorstellungen Hertwigs in seinen »neuen Untersuchungen über Eireifung und Befruchtung« an. Er stellt sich auf den Boden der Kernplasmarelationslehre und kommt im Einklang mit Hertwig bei dem Studium der Ovogonienteilungen, die er der Reihe nach verfolgen kann, zu der Erkenntnis, daß für die Zellen nach der letzten Ovogonienteilung eine gewisse physiologische Abnützung der Substanzen, eine Depressionsperiode eintritt, die sich in einem unverhältnismäßig großen Kern und einem kaum wahrnehmbaren Plasmasaum äußert. Auch er sieht darin eine Teilungs- und Wachstumsbehinderung. Mit der Art, wie er sich letztere behoben denkt, entfernt er sich jedoch weit von Hertwig. Er kennt die Deutung des Diplotänstadiums als unterdrücktes Teilungsstadium nicht und glaubt, daß für Hertwig nun nur die einzige Möglichkeit einer Renovation durch Chromatinaustritt bestehe. Da er einen solchen nicht beobachtet, glaubt er eine Lücke in dem Gedankengang zu finden, die tatsächlich, wie wir wissen, nicht besteht. Er verlegt nun die Erneuerung der Lebensprozesse lediglich in Chromatinveränderungen, die im Kern zu beobachten sind, in die Auflockerung einer polarorientierten Synapsis, eine Konjugation der Chromatinfäden der Länge nach usw., ohne greifbare Begründungen für diese Vorstellungen geben zu können

---

[1]) Marcus äußert übrigens in: Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen (1908) die gleiche Ansicht von den zwei unterdrückten Teilungen, die zur Tetradenbildung führen. Dabei möchte er in den »rundlichen, unförmigen Chromatinkugeln« der Reifeteilungen Depressionscharaktere sehen. Ich kann die Ansicht nicht unterdrücken, daß dies auf der Suche nach Depressionsmerkmalen doch etwas zu weit geht.

und ohne Beweise für die Konjugation der Fäden zu bringen. Es ist selbstverständlich, daß mit dem einzigen Nachweis einer Längskonjugation die Hertwigsche Theorie von der Bedeutung des Längsspaltes fallen muß. Mit der Kritik der Konjugation werden wir uns jedoch später noch beschäftigen müssen, ebenso mit dem zweiten fundamentalen Einwand, daß der Chromidialapparat nicht aus dem Kern stamme.

Ernstere Gründe, denen wir uns zum Teil nicht entziehen können, hat Grégoire gebracht. Sein erster Einwand lautet: »on peut voir, sans aucune interruption, les chromosomes devenir, graduellement, des chromosomes diacinétiques.« Die Teilungen werden nicht unterdrückt, sie werden tatsächlich durchgeführt, und nur die Richtungen, nach denen geteilt wird, werden einige Zeit vorher bestimmt. Statt Teilungsversuch sagt also Grégoire Teilungsvorbereitung. Wenn wir uns die Art, wie diese Vorbereitungen geschehen, etwas genauer ansehen, müssen wir zugeben, daß sie wenig gemein haben mit einer versuchten Teilung. Grégoire kennt die Erweiterung Popoffs bezüglich des Querspaltes noch nicht. Für sie gilt in verstärktem Maße die Ansicht des französischen Autors. Das Auftreten des Querspaltes stellt überhaupt keine Teilung dar, sondern lediglich das Sichtbarwerden einer von Anfang an vorhanden gewesenen Chromosomengrenze! Bedingt ist das Sichtbarwerden zur Genüge durch die beginnende Kontraktion der Schleifen und später durch die nach dieser Grenze sich richtende Tetradogenese. Abgesehen davon, daß es unwahrscheinlich ist, daß eine Depression eine Teilung im Gefolge hat, die sonst nirgends im Körper vorkommt, eine Querteilung, verlangt Popoffs Ansicht einen vorher einheitlichen Körper, der wie gesagt nicht existiert.

Was den zweiten Teilungsversuch betrifft, die Längsspaltung, ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich auch hier um eine ganz besondere Form der Teilung handelt, die vielleicht ebenso eng mit den Vorgängen der Reduktion zusammenhängt wie die Trennung ganzer Chromosomen in einer Reifeteilung. Man hat zu wenig bisher meines Erachtens beachtet, daß die Teilungslinie, die durch den Längsspalt im Spirem oder Bukett entsteht, eine ganz andre ist, eine viel minutiösere als wahrscheinlich die Teilungen der Somazellen und der vorhergegangenen Spermatogonien. Letztere teilt Chromiolengruppen, erstere teilt infolge der perlschnürartigen Aufreihung jedes einzelne Chromiol, und bei der Bildung der Tetraden läßt sich als zweifellos sicher feststellen, daß keine Partikelchen mehr gegenseitig

ausgetauscht werden[1]). Daß eine solche überaus genaue Teilung der Elementarbestandteile vor den Reifeteilungen irgend eine wichtige Bedeutung besitzt, erscheint mir sicher. Entsprechend unwahrscheinlicher aber wird die Ansicht, daß die beiden Teilungen, in denen, wenn der Ausdruck gestattet wäre, etwas Zielbewußtes liegt, unter dem Zeichen der Depression stehende Versuche einer Teilung seien.

Der zweite Einwurf Grégoires liegt in den Worten: »l'accroissement du protoplasma (der Spermatocyte) . . . se trouve au contraire définitivement terminé au moment où se réalisent les stades pachytène et strepsitène«. Dieser Satz ist, wie unsre Bilder von *Oedipoda* lehren, keineswegs in diesem Umfang berechtigt. *Oedipoda* und *Decticus* hat uns eine bedeutende Verkleinerung der Zelle auf Kosten des Protoplasmas bestätigt, ein Zustand, der sicher für die Zelle eine Depression bedeutet, hat aber gezeigt, daß das Wachstum allerdings vor dem Diplotänstadium beginnt, aber auch über dieses hinausdauert, bis zur Auflösung des schon lange längsgespalteten Bukettstadiums, also bis zu dem Moment, in dem das Kernchromatin derart kondensiert und derartig spezifische Funktionen (Reifung der Tetraden) besitzt, daß die des Wachstums herabgesetzt sein müssen. Auch bei *Gryllus* ist ein Wachstum des Plasmas vor dem Diplotänstadium zu konstatieren. Dies ließe sich wohl noch mit Hertwigs Theorie vereinen, denn sie verlangt ein der Teilung vorhergehendes Wachstum des Plasmas; wohl aber sollte mit dem Einsetzen des Längsspaltes plötzlich das Wachstum in beschleunigendem Maße vor sich gehen. Dies ist aber nicht zu beobachten, ganz allmählich erlangt die Zelle von der Auflösung der Chromosomen an ihre definitive Größe.

Was nun Grégoires Einwände bezüglich der Eibildung betrifft, so stimme ich wenig mit ihm überein. Er macht die gleichen Punkte geltend wie bei der Spermatogenese, obwohl hier zwei ganz verschiedene Erscheinungen scharf zu trennen sind. Nach meiner Auffassung findet in der Ovogenese tatsächlich eine Teilungsbehinderung statt, die das enorme Wachstum der Eizelle zufolge hat. Bei der Ovogenese von *Gryllus* z. B. haben wir gesehen, daß es völlig mit der Spermatogenese übereinstimmende Vorgänge sind, die zur Längs-

---

[1]) Allerdings haben Flemmings Untersuchungen über *Salamandra*-Mitosen auch bereits ein frühzeitig gespaltenes dünnes Spirem konstatiert. Da keine Untersuchungen aus neuerer Zeit vorhanden sind, die gestatten würden, das Verhältnis der Somazelleuteilung zu diesem Bukettlängsspalt sicher festzustellen, muß die Frage noch als offenstehend angesehen werden.

und Querspaltung der Bukettschleifen führen. Ich halte diese ebensowenig wie dort für unterdrückte Teilungen. Während diese Teilungsvorbereitungen im Hoden aber den Anfang zu einer ununterbrochenen Reihe von Erscheinungen darstellen, die schließlich zur Teilung führen, werden diese Vorbereitungen in der Ovogenese rückgängig gemacht durch den allmählichen körnigen Zerfall der Chromosomen, wie wir ihn bei *Gryllus* beschrieben und wie ihn viele andre Autoren bei allen möglichen Objekten geschildert. In der Bildung der längs- und quergeteilten Tetradenchromosomen ist unzweifelhaft eine Teilungsvorbereitung und in ihrem Zerfall eine Unterdrückung derselben zu sehen. Eine unmittelbare Folge dieser letzteren ist das Wachstum des Eis zu seiner definitiven Größe; denn im Gegensatz zu den Samenzellen gelangt dadurch der Kerninhalt in einen Zustand der feinen diffusen Verteilung, den wir allgemein als einen Ausdruck hoher funktioneller Tätigkeit ansehen.

Wir kommen durch diese Überlegungen zu einer Scheidung zweier Wachstumsphasen in der Ovogenese, zu der auch Grégoire, dieser allerdings nur aus äußeren Gründen, gelangte. Die erste, bedeutend kürzere und unbedeutendere ist gleichzusetzen der gesamten Wachstumsphase der Spermatocyten, reicht also von der jungen Ovocyte bis zum Beginn der Tetradenauflösung; die Erklärung muß in Ovar und Hoden die gleiche sein, Sicheres wissen wir darüber bis jetzt noch nicht. — Die zweite Phase setzt mit dem Zerfall der Chromosomen plötzlich ein, bringt das Ei zu seiner endlichen Größe und ist als die Folge einer unterdrückten Reifeteilung anzusehen. Die Literatur kennt Fälle, in denen diese Teilungshemmung pathologischerweise wegfiel und das unreife Ei sich zur Mitose anschickte (Selenka, 1881, bei *Thysanozoon*). So klar der Zweck dieser Unterdrückung ist, so dunkel ist die Ursache. Die Eizelle und die Samenzelle unterscheiden sich in nichts, soweit wir sehen können, auf den Stadien kurz vor der Trennung ihrer Entwicklungswege. Von einer depressiven Ursache scheint mir nicht die Rede sein zu können, ebensowenig wie ich mich der Ansicht Popoffs anschließen kann, daß in der späteren Dotterbildung ein depressives Merkmal zu sehen ist.

Grégoire glaubt auch hier nicht an eine unterdrückte Teilung, da er der Ansicht ist, daß die Tetraden auch auf dem extremsten Stadium der Auflösung noch individualisiert vorhanden sind und bei ihrem späteren Auftauchen vor der Richtungskörperbildung nicht das Produkt neuer Bildungsprozesse sind, wie wir vermuten.

Einen ähnlichen, wirklich rückgängig gemachten Teilungsversuch, wie wir ihn in der Ovogenese finden, glauben wir nur sehr selten in der Spermatogenese repräsentiert. Die tetradenähnlichen, wieder zerfallenden Figuren, die Wassilieff bei *Blatta* beschrieb, und besonders auch die zweite, merkwürdige »Synapsis«, die J. Gross für *Syromastes* (1904) angibt, gehören hierher. Ihnen allein aber die Ursache des Wachstums der Samenzelle zuzuschreiben, geht auch nicht an, wenn wir die bei weitem größere Zahl der Spermatogenesen bedenken, in denen nichts Ähnliches vorkommt.

Zu Popoffs Erklärung der Synapsis müssen wir nun noch Stellung nehmen. Die allerdings höchst merkwürdigen Resultate der beiden Messungen, die sehr zugunsten seiner Auffassung sprechen, konnte ich leider an Orthopteren nicht nachprüfen, da ihnen eine typische Synapsis fehlt. Immerhin zwingen manche Momente zur Vorsicht. Popoff hat nur eine Erscheinungsform der Synapsis zum Gegenstand seiner Erklärung gemacht. Auf die Form der Synapsis, die in einer nachträglichen Verklumpung des Bukettstadiums besteht, wie wir sie bei *Gryllus* beschrieben, läßt sie sich in keiner Weise anwenden. Schwierigkeiten erwachsen ihr ferner bei Synapsisformen, wie sie van Mollé beim Eichhörnchen beschrieben hat und die ein Zwischending zwischen Synapsis und Bukett darstellen. Jedenfalls müssen wir hier noch systematische Messungen an einer größeren Zahl von Formen fordern. Auch der eigentliche Nachweis, daß der bläschenförmige Metazoenkern sich in bezug auf die Wachstumsphasen der Teilung ebenso verhält wie der doch recht verschieden gebaute Makronucleolus eines Infusors, steht noch aus. — Was schließlich seine Angaben über das Bukettstadium betrifft, so glaube ich nicht, daß wir dieses mit völliger Ausscheidung des Centrosoms erklären können, wie dies Popoff tut, der auch die Strahlungserscheinungen, die dabei an dem betreffenden Pol entstehen, lediglich durch Diffusionsströme deuten möchte. Dem ersten widerspricht vor allem, daß eben doch in der bei weitem überwiegenden Mehrzahl der Fälle, besonders schön z. B. bei *Blatta*, das Centrosom tatsächlich inmitten der Chromidialansammlung aufgefunden wurde. Ferner hat Vejdovsky jüngst (1907) eindeutige Fälle beschrieben, in denen in jungen Ovocyten ein deutliches Centriol und eine Menge feiner, mit Chromidien imprägnierter Strahlen, die auf dasselbe zulaufen, sich finden. Und wenn das Centriol sich teilt und die Teilprodukte an zwei verschiedene Pole rücken, sind zwei solche Strahlenzonen vorhanden. Popoff müßte in solchen Fällen annehmen, daß an zwei verschiedenen

Stellen das Chromatin ausgetreten sei und daß zufällig genau im Centrum dieser »Diffusionssphären« je ein Centriol liege! Dies dürfte genügen, um wenigstens in diesem Umfang die Popoffsche Erklärung der Strahlungsfiguren in ruhenden Geschlechtszellen zurückzuweisen. Des weiteren hier über die Beziehungen zwischen Centriol und Chromidium zu reden, würde uns allzuweit von unserm Thema entfernen.

2. Konjugation der Chromosomen.

Als ein feststehendes Ergebnis der Untersuchung der meisten Geschlechtszellen müssen wir die Tatsache bezeichnen, daß je zwei Chromosomen der Spermatogonien oder Ovogonien konjugieren, d. h. sich vorübergehend zu einem bivalenten Körper vereinen. Das Wie dieser Konjugation dagegen ist eine von den augenblicklich am meisten umstrittenen Fragen des Reduktionsproblems. Die Anhänger einer Längskonjugation und einer Konjugation end to end stehen sich gegenüber. Die vorliegende Untersuchung hat uns zu keinen Resultaten geführt, die in der Sachlage etwas ändern könnten. Deshalb sei auch hier davon abgesehen, über die Details der strittigen Frage zu referieren, zumal hier die zusammenfassenden Darstellungen von Meves (1907), Fick (1906), Häcker (1907) trefflich orientieren. Hier sei nur nochmals betont, daß eine Seriierung der Spermatogonienchromosomen dem Verf. nicht gelungen ist, daß die übrigen diesbezüglichen Bilder nicht als völlig beweisend angesehen werden können, prinzipiell aber gegen die Möglichkeit nichts einzuwenden ist. Weiterhin wurden die Schleifen des Bukettstadiums als bivalent erkannt und die Chromosomengrenze in einem Querspalt gefunden. Die näheren Umstände dieser Konjugation konnten nicht ermittelt werden. Ausgeschlossen erscheint jedoch die Möglichkeit, die Montgomery beschreibt, daß die Chromosomen schon in der späten Anaphase mit den polwärts gewandten Enden verkleben. Die Konjugation muß also in dem Knäuelstadium der jungen Spermatocyten oder unmittelbar während der Umordnung dieses Stadiums zum Bukett erfolgen. Eine Erklärung des während dieser Zeit auftretenden Längsspaltes als Abgrenzung zweier der Länge nach konjugierender Chromosomen muß nach meinen Erfahrungen an den untersuchten Objekten völlig ausscheiden. Die Erhebung dieser Möglichkeit zu einem Dogma, wie dies von seiten A. u. K. E. Schreiner geschieht, ist auf keinen Fall berechtigt. Wenn es überhaupt am Platz ist, in dieser Frage bereits ein entschiedenes aut — aut zu sprechen, so sind es die Gegner der parallelen Konjugation (Fick, Goldschmidt, Meves u. a.), welche

die schwerer wiegenden Gründe auf ihrer Seite haben. Es ist zweifellos richtig, wenn letztere behaupten, daß kein einziger Fall von Parallelkonjugation, auch der bei *Tomopteris* nicht, absolut bewiesen ist. Das Vorhandensein eines Querspaltes in vielen Fällen dürften auch A. und K. E. Schreiner nicht in Abrede stellen können: Auch die Widerlegung des Goldschmidtschen Primärtypus, die sie mit recht wenig Wissenschaftlichkeit, aber um so größerer Heftigkeit versuchten (1908), muß als gescheitert angesehen werden, ja es ist eine erfreuliche Folge dieses Angriffs, daß dadurch dieser merkwürdige Fall nur umso eingehender bestätigt wurde (Goldschmidt 1909). Im Ovar von *Zoogonus* finden sich nämlich alle die Vorstadien der Reifung, die man als beweisend für die Parallelkonjugation angesehen hat. Die Chromosomen konjugieren jedoch überhaupt nicht, sondern erscheinen in der Reifeteilung in Normalzahl. Von diesen wandert die Hälfte in die eine, die andre in die andre Ovocyte II. Ordnung. Diese Tatsache allein muß die Frage nach einer Parallelkonjugation im verneinenden Sinn entscheiden. Ebenso deutlich spricht die gelegentliche Beobachtung, daß während des Bukettstadiums auch die sicher einwertigen Abkömmlinge des accessorischen Chromosoms längsgespalten sind.

Auch eine Beziehung zwischen Synapsis und Konjugation ist zu verneinen. Einmal kommt Konjugation ohne Synapsis vor (bei allen Acridiern z. B.), und dann umgekehrt Synapsis ohne darauffolgende Reduktion der Zahl (Gross für Hemipteren, Goldschmidt für den Hoden von *Zoogonus*). Die Erklärung der Synapsis liegt überhaupt noch völlig im argen. Am wahrscheinlichsten erscheint es mir augenblicklich, in ihr den Ausdruck tiefer Kerndepression zu sehen, die ihren Grund in einer Erschöpfung infolge der Vermehrungsperiode hat und im Zusammenhang steht mit dem noch nicht erklärten plötzlichen Aufhören der Spermatogonienteilungen. Für eine solche Deutung sprechen auch die oben mitgeteilten Fälle, in denen typische Synapsisbilder bei Tieren auftreten, die sonst keine Synapsis aufweisen und wo diese Zellen der völligen Degeneration anheim fallen.

3. Dualismus des Chromatins und Geschlechtszelle.

Die vorangehenden Betrachtungen über die Versuche, die Eigentümlichkeiten der Geschlechtszellen durch Gesetze zu erklären, die in gleicher Weise für somatische Zellen gelten und in Kraft treten, haben, glaube ich, dargetan, daß diese Versuche zwar in mancher Hinsicht aufklärend gewirkt haben, eine restlose Klärung aber nicht

herbeiführten, wie sie etwa Popoff in seinen Experimentellen Zellstudien anzubahnen glaubte. Der Grund hierfür liegt in einer Unterschätzung der Sonderstellung der Geschlechtszellen im Organismus. Gewiß sind sie als Zellen den gleichen Grundgesetzen unterworfen wie die des Somas. Aber dies schließt nicht aus, daß an ihnen sich spezifische Vorgänge abspielen, die an die besondern Aufgaben dieser Zellen geknüpft sind, also an funktionelle Ausbildung der Spermatozoen und der Eier einerseits und die Befruchtung und Vererbungsfähigkeit anderseits. Wir wissen von den hier in Frage kommenden Zusammenhängen allerdings bis jetzt überaus wenig, denn hier macht sich der Mangel eines experimentellen Studiums der Ovo- und Spermatogenese gegenüber der eingehenden morphologischen Kenntnis recht unangenehm fühlbar.

Hier möchte ich nur auf einen einzigen, heute gewiß noch recht theoretischen Weg hinweisen, der der Ausnahmestellung der Geschlechtsprodukte Rechnung trägt. Den Ausgangspunkt hierzu bildet die Theorie, die eine Trennung des Chromatins in eine trophisch wirksame Substanz und eine spezifisch vererbungsfähige annimmt, in Trophochromatin und Idiochromatin. Es ist hier nicht von allzugroßer Wichtigkeit, ob man in dieser Scheidung eine prinzipielle, von vornherein vorhandene, wie dies Goldschmidt und Schaudinn annehmen, oder eine in der Geschichte jeder Zelle funktionell sich erst herausbildende sieht, wie es R. Hertwig vertritt.

In der Lehre vom Chromidialapparat hat R. Goldschmidt den Dualismus des Chromatins zum erstenmal auf eine breite Basis gestellt. Sie eingehender darzustellen, ist hier nicht der Platz, es sei auf die Orginalarbeit (1904) verwiesen. Das funktionelle Chromatin kann sowohl im Kern liegen und sich so meist der direkten Beobachtung entziehen, es sei denn, es tritt in nucleolärer Form auf (vergl. hierzu die folgenden Auseinandersetzungen über accessorisches Chromosom, Giardinaschen Ring usw.), es kann aber auch ins Plasma austreten, möglicherweise sich sogar dort bilden und fällt dann unter die Bezeichnung des Chromidialapparates, ohne daß damit gesagt ist, daß alles Chromatin, das im Plasma liegt, trophischer Natur ist (Protozoen!). Das Für und Wider bezüglich der chromatischen Natur dieser Strukturen soll an dieser Stelle nicht eingehend diskutiert werden. Wir haben eine Reihe von Beobachtungen über das Bukettstadium, besonders über das Verhalten des accessorischen Chromosoms bei *Oedipoda* und *Gryllus* während demselben beigebracht, die sich in meinen Augen nur mit der Annahme eines Chromatinaustritts aus

dem Kern und mit der chromatischen Zusammensetzung der Mitochondrien restlos deuten lassen. Es sei noch darauf aufmerksam gemacht, in wie hohem Grade diese Schlüsse wahrscheinlich werden, wenn wir R. Hertwigs Befunde an *Actinosphärium*-Kernen daneben stellen, wie dies Goldschmidt und Popoff (1906) schon getan. Dort tritt vor der Mitose ein Stadium auf, das in der Anordnung der Chromosomen in Schleifen, die nach einem Pol convergieren, eine ganz überraschende Ähnlichkeit mit dem Bukettstadium der Metazoen besitzt, und, was bei letzterem nie in beweisender Form beschrieben wurde, ist hier sicher beobachtet: Auflösung der Kernmembran an diesem Pol und Austritt einer spongiösen Chromatinmasse ins Plasma.

Als Kerne, deren Chromatin frei von allen trophischen Substanzen ist, sieht Goldschmidt, wenn wir hier von den Protozoen absehen, die gereiften Eikerne, natürlich auch die Richtungskörper und die Kerne der Spermatozoen, also den Kopf. an. Eine »Reinigung« der Geschlechtskerne muß also vor der eigentlichen Reifungsperiode stattgefunden haben. 1907 wird diese in die Zeit des Bukettstadiums verlegt, nachdem dies, wenn auch stillschweigend, durch die Auffassung des Verf. eigentlich schon 1904 in der *Ascaris*-Untersuchung geschehen ist.

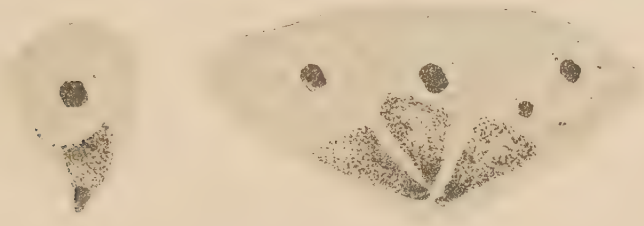
Meine eignen Beobachtungen und das Studium der Literatur lassen mir diese Ansicht wohl begründet, aber etwas zu eng gefaßt erscheinen. Vor allem erscheint die fast allgemeine Verwirklichung der Forderungen, die die Theorie in sich schließt, beweisend. Das Bukettstadium hat sich bei der großen Mehrzahl der untersuchten Fälle gefunden; wo es nicht erwähnt wird, liegt nach meinen Erfahrungen häufig ein Versehen vor (*Locusta*, *Gryllotalpa*). Die Regelmäßigkeit, mit der in Spermatogonien und Spermatocyten Chromidien beschrieben wurden, hat zu dem eignen Begriff der Mitochondrien geführt; Dotterkerne, vitellogene Körnchenzonen und ähnliches entsprechen im Ei. Auch das was Vejdovsky als degenerierendes Sphärenplasma beschreibt (1908), dürfen wir hierher rechnen. Die Angaben dieses Forschers würden, wenn sie sich bestätigten, die Lehre vom Chromidialapparat und damit auch die Vorstellung von einer Reinigung der Geschlechtskerne durch Ausstoßen desselben beseitigen. Es scheint jedoch, daß sie ihre Entstehung einer völligen Verkennung der Beziehungen verdanken, die zwischen dem Centriol und der Strahlungsfigur einerseits und feinen Chromidialpartikelchen andrerseits bestehen. Beweisen doch seine eignen, zum Teil überaus klaren

Figuren (z. B. Fig. 120), daß feine Granulationen in die Strahlen der Sphäre gerissen werden können und nun in diese reihenweise eingeordnet als granulae der Sphäre selbst erscheinen. Solche Bilder liefern funktionierende Sphären während der Mitose, so daß also ein degenerativer Zerfall des Sphärenplasmas völlig ausscheidet. Diese Bilder hätten aber VEJDOVSKY auch lehren müssen, daß es sich hier um Bildungen handelt, die genetisch mit der Sphäre nichts zu tun haben. Er geht aber vielmehr soweit, daß er alle Dotterkerne und Mitochondrienkappen als Degenerationsprodukte vorzeitig gebildeter Sphären ansieht. Speziell wendet er sich hier gegen die POPOFFsche Schilderung bei *Paludina* und die SCHMIDTS (1905) bei *Proteus*. Daß die homologen polaren Chromidialhaufen bei *Gryllus* sich im VEJDOVSKYschen Sinn deuten ließen, ist vollkommen ausgeschlossen; und wenn er sich auf das häufige Vorkommen von Centriolen inmitten dieser Ansammlungen (SCHMIDT u. viele a.) beruft, so läßt dies eben auch hier nur den Schluß zu, daß das Centriol gelegentlich anziehende, ja sogar ordnende Kräfte für feiner verteilte Chromidien besitzt. Es würde den Rahmen dieser Untersuchung überschreiten, wenn wir von diesem Gesichtspunkte aus, der uns entgegen den herrschenden Ansichten zu einer teilweise aktiven Verteilung des Chromidialapparates führen würde, die Beziehung zwischen Chromidium und Mitose erörtern wollten.

Schon die Tatsache, daß zweifellos unter Umständen ein Bukettstadium fehlt, zwingt uns, uns auch nach andern Möglichkeiten des Chromatinaustritts im Laufe der Entwicklung der Geschlechtsprodukte umzusehen. In der Spermatogenese liegt ein solcher vor in dem hin und wieder beschriebenen und offenbar nicht allzuseltenen »pseudogerminativ vesicule«-Stadium. VOINOV (1904) hat es bei *Gryllus* gefunden, und ich habe Gelegenheit gehabt, es bei *Gryllotalpa* genauer zu studieren. Wie der Name besagt, den ersterer ihm gegeben, ähnelt es bis zu einem gewissen Grad dem Keimbläschenstadium der Ovogenese. In einem von Chromatin im übrigen völlig freien Kernraum liegen bei *Gryllotalpa* ein oder zwei Nucleolen, die zur Hälfte chromatisch, zur Hälfte plasmatisch sind. Das übrige Chromatin erfüllt in dichten schwarzen Massen den Plasmaleib der Zelle (s. Textfigur 4). Der Nachweis, daß diese aus dem Kern stammen, läßt sich hier sowenig wie sonst in ähnlichen Fällen führen, nur die vereinzelten, der Membran dicht ansitzenden Körnchen sprechen für eine Durchwanderung. Wichtig ist, daß die großen Mengen im Plasma bei der nächsten Mitose (es handelt sich um Spermatogonien) völlig ver-

schwunden sind und die Chromosomen der Äquatorialplatte sich allein aus dem Chromatin des Nucleolus gebildet haben. Es wurde bis jetzt nicht festgestellt, ob dieser Vorgang sich durch mehrere Generationen zieht, oder nur einmal stattfindet. Blackman hat ein ähnliches Stadium für *Scolopendra* (1905) beschrieben, Lams für Ameisen (1908), eine Menge Bilder der Literatur sprechen für ein gleiches, wenn auch nicht so extremes Vorkommen wie bei *Gryllotalpa*. Ich möchte in diesem Vorgang ein Analogon zu dem Chromatinaustritt während des Bukettstadiums sehen, also das Chromatin des Nucleolus für zum mindesten sehr arm an Trophochromatin ansprechen. Unter dem gleichen Gesichtspunkte ließe sich noch manche ähnliche Erscheinung erklären, so z. B. die interessanten Angaben Blackmans über *Scolopendra heros*. Die Spermatiden dieses Tieres

Textfig. 4.



Spermatogonien von *Gryllotalpa vulgaris*.

schnüren einen Teil des Kernbläschens allmählich ab, dieser kleine Teilkern wandert durch das Plasma, in dem eine helle Region den zurückgelegten Weg markiert, und tritt, wie ein Richtungskörper, schließlich völlig aus der Zelle aus. Ein Bukettstadium und reichliche Mitochondrien fehlen. Es ist merkwürdig, daß dieser Befund, gegen dessen Glaubwürdigkeit nichts einzuwenden ist, so ganz übersehen wurde, da doch in diesem ausgestoßenen chromatischen Bläschen eine offenbare Homologie mit den Mitochondrienschollen zu sehen ist, die während der Histiogenese des Spermiums als überschüssig abgestoßen werden.

Sind größere funktionelle Leistungen von den Geschlechtsprodukten nach der Reife zu verrichten, so bleibt Trophochromatin in deutlich als solches zu erkennender Form hierfür reserviert. Ein Teil der Mitochondrien wird zu Bewegungsorganellen des Spermiums verwendet, der Dotterkern des Eis leitet die Dotterbildung ein. Als entsprechend im Kern sehe ich das accessorische Chromosom an

(siehe hierzu das Kapitel: Die trophische Natur des accessorischen Chromosoms, den bei *Gryllus* gefundenen Körper, den Giardinaschen Chromatinring, die Nucleolengenerationen der Eikerne, letztere mit gewissen Einschränkungen (Goldschmidt 1904).

Weiter soll jedoch auf diesen Erklärungsfaktor der Spermatogenese und Ovogenese nicht mehr eingegangen werden. Bei dem Stande unsrer diesbezüglichen wirklichen Kenntnisse scheint es nicht geboten, sich detaillierten Spekulationen hinzugeben.

Nur mit einer Theorie ganz neuen Datums müssen wir uns kurz beschäftigen, da sie unsern Vorstellungen gegenübersteht. Meves (1908) hat Entenembryonen auf die teils körnigen, meist aber fädigen Chromidialstrukturen (»Chondriokonten«) hin untersucht und gefunden, daß diese sich in hohem Grad an der histologischen Differenzierung der Zelle beteiligen (Bindegewebszellen, Nervenzellen, Muskelzellen usw.) [1]. Daraus hat er erschlossen, daß sie als Vererbungsträger für derartige strukturelle Eigenschaften anzusehen seien. Der Chromidialapparat der Geschlechtszelle aber sei dazu berufen, diese Fähigkeiten bei der Befruchtung auf das Tochterindividuum zu übertragen, leiste also gerade das Gegenteil von dem, was die obige Theorie ihm zuschreibt. Ein näheres Zusehen lehrt aber, daß diese Gebilde in keiner Weise den Bedingungen genügen, die wir an der Vererbung fähige Substanzen stellen. Eine solche muß möglichst exakt verteilt werden von einer Zelle auf die beiden Teilprodukte. Meves muß selbst zugeben, daß dies nicht im gewünschten Maße für die Chondriokonten zutrifft, meint aber, daß hierbei eintretende Differenzen durch Regeneration reguliert werden können. Wenn es sich aber um tatsächliche qualitative Unterschiede handelt, dann dürften diese unmöglich auf eine so einfache Weise ersetzt werden können. Weiterhin müssen wir von einer solchen Substanz verlangen, daß sie in gleicher Quantität von Vater und Mutter stammt. Man vergleiche hierzu die Eier, die mit ihr in der Regel beladen sind, und die Spermien, die meist verschwindend wenig oder gar nichts an Mitochondrien mitbringen. Von einer Art Chromidiogamie bei der Befruchtung der Metazoen, wie sie sich Meves weiter denkt, wissen wir aber bis jetzt gar nichts (was man bei Protozoen einmal damit bezeichnet hat, gehört nicht hierher). Das in die Augen springendste Charakteristikum der chromatischen Vererbungsmasse, die Verhinderung der Anhäufung derselben durch jede neue Befruchtung, vermissen wir

[1] Vgl. hierzu das Referat des Verf. in Arch. f. Zellforsch. (Bd. II, Heft 4).

schließlich auch völlig. Während man bei der Spermatogenese noch zur Not von einer Reduktion der Mitochondrien reden könnte (Giglio-Tos 1908)[1]), ist dies bei der Richtungskörperbildung ausgeschlossen. Der ganze Chromidialapparat bleibt hier in der Eizelle. Ein unüberwindliches Hindernis bietet für Meves auch noch der Nachweis, daß sich die Chondriokonten quantitativ durch das Experiment beeinflussen lassen (Goldschmidt 1904, Reichenow 1908).

Nach alledem tut die Mevessche Theorie unsrer Vorstellung keinen Abbruch, daß die Kerne der Geschlechtszellen eine doppelte Reifung durchzumachen haben, die in verschiedener Weise Hand in Hand gehen kann: eine Reduktion der Chromatinsorten und eine Reduktion der Chromosomenzahl. Die Unterscheidung von Meves (1907), daß die erste Reifeteilung die Zahl, die zweite die Quantität des Chromatins verringert, erscheint mir nicht wesentlich, da die Tatsache, daß die Chromosomen der zweiten Reifeteilung kleiner sind, nur eine Folge der rasch aufeinanderfolgenden Mitosen ist, die eine Vermehrung des Chromatins während einer funktionierenden Periode nicht zulassen.

4. Die Theorien von der geschlechtsbestimmenden Funktion des accessorischen Chromosoms.

Der erste, der eine bestimmte Theorie über die Bedeutung des accessorischen Chromosoms aufstellte, war Mc Clung (1902). Man hatte vorher den seit Henking (1891) bekannten «Chromatinnucleolus« wohl untersucht, aber der Sinn besonders der ungleichen Verteilung war den Autoren völlig rätselhaft. Mc Clung hatte nun die Beobachtung gemacht, daß in den Ovarien der betreffenden Tiere ein Körper mit dem entsprechenden Verhalten fehle, daß also das accessorische Chromosom nur ein typischer Bestandteil des Hodens sei. Diese Tatsache, zusammengenommen mit der, daß dieser typische Bestandteil nur in die Hälfte der Spermatozoen wandert, hat nun zu dem naheliegenden Schluß geführt, daß aus Eiern, die mit Spermien, die das Heterochromosom enthalten, befruchtet werden, Männchen, aus den übrigen Weibchen werden. Die Geschlechtsbestimmung erschien abhängig von dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein eines chromatischen Körpers.

In der Folge schloß Sutton (1902, 1903) sich auf Grund seiner *Brachystola*-Studien dieser Ansicht an. Weiterhin war ihr jedoch kein

---

[1]) Vgl. hierzu das Referat des Verf. in Arch. f. Zellforsch. (Bd. II, Heft 4).

langes Leben bestimmt. Wieder war es ein genaueres Studium der Verhältnisse in den entsprechenden Ovarien, das nach einer andern Richtung wies.

Wilson und Stevens hatten die folgenden beiden Tatsachenkomplexe festgestellt: 1. In den Fällen, wo ein ungleiches Paar Heterochromosomen (Diplosoma) sich in den männlichen Geschlechtszellen findet, findet es sich auch in den somatischen Zellen des Männchens; in den weiblichen Geschlechtszellen jedoch ist an seiner Stelle in den Äquatorialplatten ein gleich großes Paar normaler Chromosomen zu konstatieren, wobei stets jede Komponente so groß ist wie das größere der Heterochromosomen des Männchens. 2. Wo in den männlichen Geschlechtszellen sich ein odd-chromosome (das accessorische Chromosom der Orthopteren) findet, weisen die weiblichen Geschlechtszellen zwei ihm entsprechende Chromosomen je von der Größe des odd-chromosome auf.

Was hierbei die Angaben über die Größen der Chromosomen betrifft, so sind diese so wenig absolute Beweise wie die ganzen Sortierungsversuche Wilsons, obgleich nicht geleugnet werden kann, daß die Bilder in bezug auf die Heterochromosomen noch die größte Wahrscheinlichkeit beanspruchen dürfen. Aber auch wenn wir uns in erster Linie an die Zahlenverhältnisse halten, so erscheinen diese von großer Wichtigkeit. Betrachten wir sie nämlich näher, so ergibt sich, daß Mc Clungs Theorie nicht mehr zu Recht bestehen kann, daß sie vielmehr in das gerade Gegenteil umgewandelt werden muß: Spermatozoen mit Heterochromosomen veranlassen eine Entwicklung der Eier nach der weiblichen Seite und solche ohne diese nach der männlichen. Am besten macht dies die folgende, in der letzten Zeit fast berühmt gewordene Formel klar, die Wilson und Stevens, die gleichzeitig zu diesen Anschauungen kamen, aufgestellt haben. n sei hierbei die Normalzahl der Chromosomen, $\frac{n}{2}$ also die reducierte, h das ausschlaggebende Heterochromosom bzw. die im Ovar entsprechenden Chromosomen! Dann lautet die Formel für eine Ovogonie $(n + 2h)$, für eine reife Eizelle $\left(\frac{n}{2} + h\right)$. Die beiden Spermatozoensorten sind $\left(\frac{n}{2} + h\right)$ und $\frac{n}{2}$; es ergeben sich demnach die folgenden beiden Befruchtungsmöglichkeiten:

$$1)\ \left(\frac{n}{2} + h\right) + \left(\frac{n}{2} + h\right) = n + 2h = \varphi$$

$$2)\ \left(\frac{n}{2}+h\right)+\frac{n}{2} \qquad = n+h \ = \sigma^{\prime}$$

Es bestehen zwei Möglichkeiten, sich diese Formeln verwirklicht zu denken. Im einen Fall ist in die verschiedenen mit h bezeichneten Chromosomen eine spezifische sexuelle Aktivität nach der männlichen, bzw. weiblichen Richtung zu verlegen. Diese Annahme führt zu Konsequenzen, die auf recht theoretischem Gebiet liegen, vor allem zu der Notwendigkeit einer selectiven Befruchtung, wie sie Castle (1903) und Cuénot postulierten. Im Ei müßte bald ein weiblicher, bald ein männlicher Determinant dominieren. Die ersteren dürften nur mit $\left(\frac{n}{2}+h\right)$, die letztern mit $\frac{n}{2}$ befruchtet werden.

Die andre Möglichkeit, der Wilson jedoch ferner steht, beruht auf dem verschiedenen Chromatingehalt der beiden Eizellen nach der Befruchtung. Ohne daß das Chromatin einen essentiellen sexuellen Charakter besitzt, kann es lediglich durch seine Quantität einen Einfluß auf die Richtung der Entwicklung haben; oder, wenn wir den Begriff einer andern modernen Anschauungsweise anwenden wollen, die verschiedene Kernplasmarelation der befruchteten Eizelle bestimmt das Geschlecht. Ein Hauptvorzug dieser zweiten Erklärung wäre natürlich der, daß sie auch noch Raum läßt für die Möglichkeiten der epigamen Geschlechtsbestimmung, die die erste Theorie völlig ausschließt.

Viele moderne Zoologen sind von diesen klaren Formeln Wilsons überzeugt worden. Nur wenig skeptische Stimmen sind laut geworden, die der bestechlichen Einfachheit des Problems widerstanden haben. Rein biologische Einwände hat J. Gross (1906) vorgebracht. Er hat darauf hingewiesen, zu welch unmöglichen Konsequenzen sie z. B. bei den hermaphroditen Insekten führen würden, womöglich gar den nicht allzuseltenen Fällen, wo männliche und weibliche Eigenschaften nicht nach Körperhälften gesondert, sondern auf alle Körperteile durcheinandergewürfelt sind (Färbungscharaktere!). Hier müßte man überaus komplizierte Kernteilungsverhältnisse annehmen. Daß tatsächlich Hermaphroditismus und Heterochromosome zusammentreffen können, hat Cardiff (1906) bei einer Polygalacee (*Salamonia biflora*) nachweisen können. Es geht hier bei der Pollenbildung analog den zoologischen Angaben bei der Samenbildung in der ersten Reifeteilung ein Chromosom nur in eine Tochterzelle, meines Wissens die einzige derartige Angabe auf botanischem Gebiete. Auch Cardiff

schließt aus der Tatsache, daß die Pflanze hermaphrodit ist, auf die Hinfälligkeit der geschlechtsbestimmenden Funktion des ungeteilten Chromosoms.

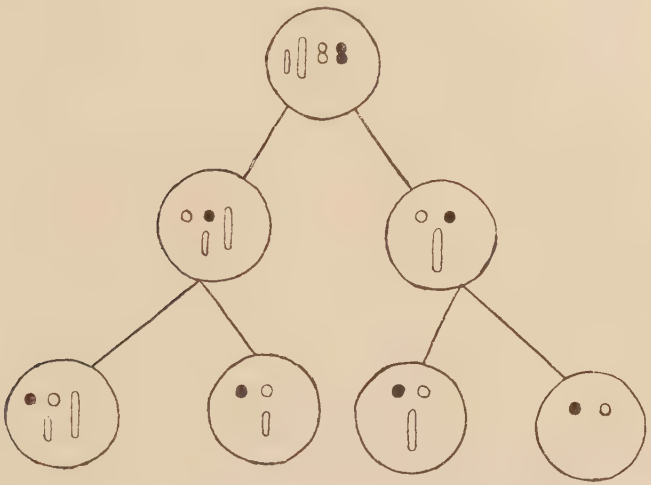
Vor allem aber steht eine ganze Reihe weiterer Tatsachen der Theorie im Wege. Zunächst die Variabilität des Körpers. De Sinéty hat bei *Forficula* kein accessorisches Chromosom gefunden. Zweiger findet es manchmal in der Einzahl, manchmal findet er zwei, manchmal auch keines. Auf diese Weise kommen bei *Forficula* nicht zwei, sondern drei verschiedene Spermatozoensorten vor, solche mit 12, 13 und 14 Chromosomen. Dieser einzige, sicher verbürgte Fall müßte genügen, um die Wilsonschen Ideen zu widerlegen. Nun sind aber auch Fälle beschrieben worden, in denen das Heterochromosom auf alle vier Spermatiden gleich verteilt wird. Wir werden auf diese Fälle noch einmal zurückzukommen haben. Voinovs Angaben (1903) bezüglich der Spermatogenese von *Cybister* gehören hierher und Stevens über *Sagitta* (1904). Aus begreiflichen Gründen schreibt letztere über das Heterochromosom von *Sagitta*, das mit andern Heterochromosomen bis auf den Verteilungsmodus völlig übereinstimmt — es fehlt auch in der Ovogenese —,: »in *Sagitta* this element certainly can not be regarded as a specialised spermatogonial chromosome.«

Montgomery hat uns die Kenntnis einer Reihe von Fällen vermittelt, die unter den Hemipteren der Eigentümlichkeit von *Forficula* unter den Orthopteren entsprechen. Die Diplosomenpaare, die hier in der Regel das Monosom der Orthopteren vertreten, werden häufig so geteilt, daß drei Spermiensorten aus einer Spermatocyte entstehen. Wiederholt steigert sich hierbei jedoch der Prozeß so, daß das Endresultat vier verschiedene Spermatozoen sind. Wir wollen in *Calocoris* einen solchen Fall schildern (vgl. das hierhergehörige Schema Textfigur 5). Im Spermatogonium finden sich in diesem Tier neben den Autosomen zwei verschiedengroße Diplosomenpaare, ein großes Monosom und ein kleines Monosom. Die beiden Diplosomata werden in der ersten Reifeteilung nach ihrer Chromosomengrenze getrennt, in der zweiten halbiert. Das kleine Monosom wird in der ersten Reifeteilung nicht geteilt, in der zweiten geteilt. Das größere verhält sich in den beiden Teilungen umgekehrt. Demnach enthalten die vier Spermatozoen außer der reduzierten Autosomenzahl ganz verschiedene Kombinationen; eines nur je einen der Diplosomenkomponenten, eines hierzu das »Mikromonosom«, eines das »Makromonosom«, eines beide Monosome. Das mag genügen,

nicht nur um einen Einblick in die Kompliziertheit der Hemipterenspermatogenese zu gewähren, sondern auch von der Unmöglichkeit, hier in die geschlechtsbestimmende Funktion dieser Körper reden zu können.

Denn die einzige Möglichkeit, die hier noch vorhanden wäre, bestände darin, daß man zwei Sorten die Fähigkeit der Befruchtung absprechen würde. Nirgends ist jedoch hierfür eine Berechtigung zu finden oder gar ein Anhaltspunkt, welche der Spermien auszu-

Textfig. 5.



Schema zur Veranschaulichung des Verhaltens der Heterochromosome von *Calocoris* bei den Reifeteilungen (nach Angaben von Montgomery). Rund gezeichnet sind die Diplosome, länglich die Monosome.

scheiden sind; analoge Fälle sind bei Montgomery noch zu finden und bei Wilson (1905) für *Banasa*.

Zwei weitere Einwände liegen in der Verbreitung der Heterochromosome und in der Variabilität der morphologischen Zustände, die sie durchlaufen. Wenn wir von dem Vorhandensein eines analogen Körpers bei *Sagitta* absehen und von dem botanischen Fall (*Salamonia*), finden wir sie nur bei Arthropoden, und auch hier wieder nur bei Tracheaten. Wenn es nun auch nicht gerade notwendig wäre, daß das geschlechtsbestimmende Prinzip morphologisch in stets gleicher Weise in die Erscheinung träte, so müßte doch zum mindesten das Ausschlaggebende der verschieden großen Chromatizität sich auch sonst in ähnlicher Weise konstatieren lassen. Für Chilopoden sind Blackman (1905) und Medes (1905) die Ge-

währsmänner. Bei Archipteren (Libelluliden) fand Mc Gill (1904) Diplosome; bei Orthopteren ist das Monosom die Regel (Wilcox 1895; de Sinéty 1901; Mc Clung 1902, 1905; Sutton 1900, 1902; Sabatier 1896; Baumgartner 1904; Stevens 1905; Montgomery 1905; Zweiger 1906; Gutherz 1906; Wassilieff 1907; Otte 1907). Bei Neuropteren (Phryganiden) konnte ich Heterochromosome konstatieren. Bei Coleopteren scheinen sie ausnahmslos vorzukommen. Stevens hat 42 Species der verschiedensten Familien geprüft und bei 85,7% ein ungleiches Diplosoma, bei 14,3% ein odd-chromosome gesehen. Unter den Rhynchoten sind die Hemipteren inbezug auf accessorische Körper eingehend untersucht von Henking (1891), Montgomery (1898, 1901, 1906), Paulmier (1898), Gross (1904, 1906), Wilson (1905, 1906), Foot und Strobell (1907). Die neuesten Untersuchungen Stevens' (1908) lassen ferner die Dipteren angliedern. Aphanipteren sind meines Wissens nicht untersucht. Bei Arachnoideen haben Wallace (1905) und Montgomery (1906) Heterochromosomen gefunden.

Dem stehen innerhalb der Insekten die Untersuchungen über *Hymenoptera* vor allem gegenüber. Meves (1907), Doncaster (1906), Mark and Copeland (1906), Meves und Duesberg (1908) haben bei Bienen und Wespen nichts gefunden, Lams (1908) nichts bei Ameisen. Auch die Untersucher der Lepidopteren, wie Meves und Munson (1906), berichten von keinen Heterochromosomen.

Über die weiten Grenzen der morphologischen Variabilität des accessorischen Chromosoms werden wir noch ausführlich zu handeln haben. Sie verlangt meines Erachtens eine ebenso variable und wenig fixierte Funktion.

Alle diese Überlegungen haben es bisher noch nicht vermocht, die Wilsonsche Geschlechtsbestimmungstheorie zu entkräften. Von den bisher noch nicht in dieser Hinsicht ausgebeuteten Ergebnissen, die wir in der Ovogenese bei *Gryllus* gewonnen haben, glaube ich jedoch, daß sie den Wilsonschen Gedanken die Berechtigung absprechen. Wir haben in einer Ovogenese ein accessorisches Chromosom gefunden, dessen Identität mit dem gleichen Gebilde des Hodens besonders eindeutig erwiesen wurde durch sein Verhalten während des Bukettstadiums, das in der ganzen Cytologie nur für das odd-chromosome der Orthopteren bekannt ist. Bisher waren nur der Zahl nach entsprechende normale Chromosomen im Ovar von Tieren bekannt, die im Hoden Heterochromosome aufwiesen. Mit diesem Monopol des Hodens, das ja den ganzen Anstoß zur

Geschlechtsbestimmungslehre gegeben hatte, muß auch diese Theorie stehen und fallen. Allerdings wissen wir nicht, was das Schicksal des accessorischen Chromosoms bei der Richtungskörperbildung ist, aber besehen wir die drei Möglichkeiten seines Verhaltens. Entweder der Körper geht bei der Auflösung der Kernmembran im Plasma zugrunde, oder er kommt in einen der Richtungskörper, oder er bleibt im gereiften Eikern erhalten. Auf alle Fälle haben wir nur eine Sorte von Eiern, denn daß er in einem Ei ausgestoßen und im andern innenbehalten wird, erscheint undenkbar. Die Spermatozoen haben das accessorische Chromosom zur Hälfte. Nehmen wir an, die Eier besäßen das accessorische Chromosom schon, so gäbe es Tiere mit zwei Monosomen und solche mit einem — ein Fall, der nicht existiert. Besitzen sie es jedoch nicht, dann müssen wir Tiere postulieren mit einem und mit keinem Monosom. Auch dies ist nicht realisiert. Es kann bei *Gryllus* von einer geschlechtsbestimmenden Funktion nicht die Rede sein, und damit natürlich auch bei den übrigen Tieren mit accessorischem Chromosom nicht.

Den weiteren indirekten Beweis hierfür hat in der Folge die Darlegung der Gründe zu erbringen, die wir für unsre theoretische Deutung in Anspruch nehmen.

5. Die trophische Natur des accessorischen Chromosoms.

Vereinzelte Stimmen in der Literatur schlagen einen andern Weg der Erklärung ein. R. Goldschmidt hat 1904 auf Grund von Analogieschlüssen gelegentlich seiner Aufstellung der Lehre vom Chromidialapparat lebhaft funktionierender Zellen die Ansicht ausgesprochen, daß das accessorische Chromosom ebenso wie der Makronucleus eines Infusors oder die Centrophormien oder der Giardinasche Ring oder die abgeworfenen Chromosomenenden bei *Ascaris* trophisches Chromatin darstelle. Er tritt also in direkten Gegensatz zu der Lehre Wilsons, die eine vererbende Substanz, ein Idiochromatin in dem Chromosom sehen muß. Dem Zweck der Arbeit entsprechend, in der so viele Fragestellungen in nuce enthalten sind, ist diese Deutung nur ganz kurz skizziert.

Dies läßt es begreiflich erscheinen, daß Montgomery diesen Vorgänger übersah, als er selbst 1906 zu ähnlichen Ansichten gelangte. Auch er spricht sich dahin aus, daß die von ihm untersuchten Diplosomen besonderen Stoffwechselvorgängen vorständen. Die häufigen Beziehungen zu Plasmosomen und die typische Lagerung an der Kernmembran scheinen ihm besonders hierfür zu

sprechen. Als dritter schließlich äußert Fick in seinem Referat die Vermutung, daß die Heterochromosomen trotz ihrer färberischen Übereinstimmung mit den Autosomen chemisch von ihnen verschieden seien und daß diese Unterschiede funktioneller Natur seien.

Wir haben uns im Laufe unsrer theoretischen Erörterung bereits auf den Standpunkt Schaudinns und Goldschmidts von der Zweiwertigkeit des Chromatins gestellt, und wir ziehen für das accessorische Chromosom die gleichen Konsequenzen, die Goldschmidt schon gezogen hat. Während dieser aber als einzige Stütze für seine Ansicht die gelegentliche selbständige Kernbildung des Heterochromosoms anführen konnte, hat die vorliegende Untersuchung in überraschender Weise seine Mutmaßung bestätigen können. Goldschmidt hat bei der Abfassung seiner Ansicht zunächst natürlich nur an eine ganz allgemeine Gleichstellung des accessorischen Chromosoms und des Giardinaschen Ringes in bezug auf die Funktion ihrer Substanz gedacht. Die Befunde bei *Gryllus* haben aber diese Dinge plötzlich aufs engste miteinander verknüpft, ja, vielleicht in eine genetische Beziehung gebracht!

Aber auch sonst fehlt es nicht an nahen Beziehungen zu Dingen, deren trophische Natur auf der Hand liegt, an solchen zum Mitochondrialkörper der Samenzellen, zum Dotterkern der Eizellen und ähnlichen Gebilden. Dem stehen andrerseits eine große Anzahl von Eigenschaften gegenüber, die unmittelbar auf eine chromosomale Natur des accessorischen Körpers hinweisen.

Überschauen wir, was uns bekannt geworden ist an Lebensäußerungen des accessorischen Chromosoms, der Diplosome, des accessorischen Körpers im Ovar von *Gryllus* und des Chromatinringes von *Dytiscus*, so können wir sie alle einordnen in eine Linie, die vom hochorganisierten Autosoma zum Chromidialgebilde führt. Indem wir dies im folgenden genauer ausführen wollen, bietet sich gleichzeitig die Gelegenheit, eine Reihe von Literaturangaben kennen zu lernen, die im bisherigen Verlaufe noch keine Verwendung finden konnten. Was zunächst die Größe des accessorischen Chromosoms betrifft, so kann diese unter Umständen in keiner Weise von der der Autosome abweichen. Es sind Fälle beschrieben, in denen die Allosome in der Äquatorialplatte sich nicht feststellen lassen, weil entweder alle Chromosome gleichgroß sind oder weil das Allosoma zwar beträchtlich groß ist, die Größe der größten Autosome aber doch nicht überschreitet. Daneben sind alle möglichen Größendifferenzen bekannt, die allmählich zu ganz bedeuten-

den Unterschieden führen. Solche finden sich im Hoden von *Gryllus* und vor allem bei *Orphania denticauda*. Hier hat DE SINÉTY gleichgroße Autosome und ein enormes accessorisches Chromosom beschrieben, das sich vom normalen Habitus der Chromosome beträchtlich entfernt (vgl. unten dessen Verteilungsmodus!).

Die Konsistenz kann hierbei völlig die eines normalen Chromosoms sein, wir müssen dies aus der regelmäßigen Form und der Fähigkeit der Längsspaltung entnehmen. Unter Umständen kann aber diese Organisation aufgegeben werden und durch Vacuolisierung — entweder nur während der Ruhestadien oder auch während der Mitose —, durch mannigfache Variation der Form zum Ausdruck gebracht werden, daß das komplizierte System, das wir in ein Chromosom der Äquatorialplatte verlegen müssen, verloren gegangen ist. *Gryllus* hat uns hier ein Beispiel in seinem Ovar geboten, *Dytiscus* hat es bis zum Extrem gesteigert. — Das Verhältnis zum Teilungsapparat bietet das gleiche Bild. Wie ein normales Chromosom kann das accessorische — besonders in den Spermatogonien — von zwei von den entgegengesetzten Polen kommenden Spindelfasern erfaßt, halbiert und getrennt werden. Das erste Anzeichen einer aberranten Entwicklung findet sich in einer Verzögerung gegenüber den andern Chromosomen (*Gryllus*-Spermatogonien, Spermatocyten von *Forficula* und viele andre Fälle), ihr Endpunkt in einer völligen Emanzipation vom Spindelapparat. Es geht dann z. B., wie schon einmal erwähnt, bei *Orphania* der frei im Plasma liegende Körper in der ersten Reifeteilung ohne Zuhilfenahme einer Spindelfaser in eine Tochterzelle. Das gleiche tut der tiefer organisierte accessorische Körper im *Gryllus*-Ovar, das gleiche der *Dytiscus*-Ring. Nun ist aber der Mangel jeder Beziehung zum Teilungsmechanismus ein hauptsächliches Charakteristikum des Chromidialapparates. Die Ähnlichkeit ist daher auch oft eine frappante. An viele Fälle, besonders bei Hemipteren, erinnert eine Form des Teilungsmodus des Chromidiums, wie er mir bei *Gryllotalpa* begegnet ist. Es ist auf zwei oder drei runde, recht chromosomenähnliche Kugeln konzentriert, die sich leicht mit Heterochromosomen verwechseln ließen. Ich kann hier die Ansicht nicht unterdrücken, daß dies bei manchen auf Hemipteren sich beziehenden Angaben tatsächlich der Fall ist.

Wie verhalten sich die accessorischen Chromosome zwischen zwei Teilungen? Entweder wie normale Chromosome, indem sie in Beziehung zum Retikulum treten und sich völlig in dasselbe auflösen.

Sutton gibt das für die ersten Vermehrungsteilungen der *Brachystola*-Spermatogonien an, wir haben bei *Oedipoda* möglicherweise die gleiche Erscheinung vor uns. Die ersten Äußerungen einer »Lähmung« der chromosomalen Eigenschaften bieten uns Tiere, bei denen sich das accessorische Chromosom wohl auch auflöst, zeitlich aber hinter den Autosomen beträchtlich nachschleppt. Der Endpunkt dieses Prozesses ist das völlige Kompaktbleiben des Körpers zwischen zwei Mitosen — der Chromatinucleolus. Wir haben bei diesen Vorgängen bisher die Bildung eines regelrechten einheitlichen Kernbläschens vorausgesetzt; nun sind aber bei Orthopteren die Fälle nicht selten, in denen ein solches zwischen zwei Spermatogonienteilungen nicht gebildet wird. Hierbei läßt sich dann konstatieren, daß entweder der Gesamtkomplex der Autosome sich in funktionellem Zustand befindet oder das Heterochromosom. Wo die Autosome körnig zerfallen und sich mehr oder minder auflösen, bleibt das accessorische Chromosom kompakt; bleiben die Autosome ziemlich unverändert, so bildet das accessorische Chromosom einen zweiten Kern. Sein ganzes Chromatin ist innerhalb eines Kernbläschens zu einem Balkenwerk umgewandelt (Sutton, Brunetti). Hier steht zweifellos das Heterochromosom fast ganz allein den Stoffwechselvorgängen vor. Einen solchen gesonderten Kern kann das accessorische Chromosom übrigens auch zwischen den beiden Reifeteilungen bilden (Brunetti für *Gryllus*). Nun gilt aber diese Fähigkeit, einen eigenen Kern zu bilden, zugleich als ein Charakteristikum des Chromidialapparates. Bereits Goldschmidt hat aufmerksam gemacht auf die große Übereinstimmung, die diese Gebilde etwa mit dem bläschenförmigen Nebenkern der *Pygaera*-Spermatiden (Meves 1902) besitzen. Es ist von Interesse, daß auch für den *Dytiscus*-Ring angegeben wird, daß er im Ei nach der letzten Vermehrungsmitose einen gesonderten Kern zu bilden vermag (Giardina 1902)!

Bilden umgekehrt die Autosomata einen Kern, der genügende Funktionsfähigkeit besitzt, so kann das accessorische Chromosom — offenbar völlig untätig — als scharf konturierter dichter Körper im Plasma liegen (bei *Locusta* nach Otte, bei *Decticus* nach meinen eigenen Beobachtungen). Dies ist aber die zweite Form, in der uns Chromidium im Plasma begegnen kann. Niemand könnte z. B. nach Fig. 84 ohne Kenntnis der vorhergehenden und folgenden Schicksale in dem accessorischen Chromosom ein Chromosom sehen, während die Ähnlichkeit mit Nebenkernen, etwa wie Goldschmidt sie für *Zoogonus* beschrieb, eine frappante ist.

Auch eine vergleichende Betrachtung des Verhaltens im Bukettstadium führt uns zur Konstatierung einer Entwicklung von Chromosom zum Nucleolus. Die normalen Chromosomen verkleben auf irgend eine Weise mit zwei Enden, die beiden freien ziehen nach dem Pol. Bei *Leptyia* hat DE SINÉTY gefunden, daß ein Autosoma und ein Heterochromosom mit den Enden verkleben und im Bukett demnach die eine Hälfte der Schleife das Aussehen einer normalen Autosomenschleife besitzt, die andre den mehr keulenförmigen des accessorischen Chromosoms (vgl. Fig. 78, Taf. III). Daß DE SINÉTY die Verhältnisse entsprechend seiner Auffassung von der Tetradenbildung ganz anders interpretiert, tut nichts zur Sache. Diese Fähigkeit der Konjugation end to end schwindet — wir werden später sehen, wieso —, aber das accessorische Chromosom behält die Fähigkeit bei, einen großen Teil seiner Substanz in eine Chromiolenkette aufzulösen, ja, diese Kette längs zu spalten. Der Rest bildet einen kompakten Nucleolus an ihrem Ende. Schritt für Schritt läßt sich der Verlust dieser Auflösung des Chromosoms verfolgen. Der kompakte Teil wird immer voluminöser, die Unterbrechungen finden sich nur noch an seinem dünnen Ausläufer; auch diese können schwinden, und ein kompaktes oder vacuolisiertes keuliges Gebilde bewahrt nur noch in seiner Orientierung zum gemeinsamen Pol einen Rest der chromosomalen Eigenschaften im Bukettstadium. Schließlich geht auch diese Orientierung verloren, und wir finden auf diesem Stadium einen untätigen Nucleolus, der in keiner Weise mehr an ein Chromosom erinnert.

So tritt uns überall dieser Weg der allmählichen Desorganisation entgegen. Die enge Beziehung des accessorischen Körpers mit dem *Dytiscus*-Ring haben wir schon im speziellen Teil dargelegt. Meines Erachtens lassen sich die Dinge gar nicht anders darstellen als Glieder einer Reihe, die von tatsächlicher genetischer Bedeutung sind. Diese Verhältnisse erschweren uns die Definition der betreffenden Gebilde. Der Begriff »Chromosom« ist hier so wenig ein exakt anwendbarer wie in einer Pflanzenfamilie, die sich im Stadium fluktuierender Variationen befindet, der Begriff »Art«. Ich habe immer vermieden, den Körper im *Gryllus*-Ovar Chromosom zu nennen. Er steht zweifellos nicht mehr auf der Stufe eines so hoch organisierten Gebildes, wie er es selbst — der Abströmungsfortsatz ist der eindeutige Hinweis darauf — einmal gewesen ist. Seit uns BOVERIS klassische Experimente zur Annahme einer Verschiedenwertigkeit der Chromosome zwingen, ist nichts naheliegender, als daß die Steigerung oder das Nachlassen einer Funktion des Organismus sich unter Um-

ständen nicht nur in einer ultramikroskopischen Strukturveränderung der Centrale, dem Chromosoma, äußert, sondern auch einmal in dem, was wir vom Metabolismus des Chromosoms mit unsern Mitteln sehen können.

Aber nicht nur zu einer Umformung, sondern sogar zu einer völligen Elimination kann dies naturgemäß der Anlaß sein. Die Verhältnisse bei Hemipteren haben bereits Wilson zu solchen Auffassungen geführt.

Er hat für die Diplosome (Idiochromosome nach seiner eigenen Nomenklatur) drei verschiedene Typen gefunden. Bei *Nezara* sind zwei gleichgroße, kompakt bleibende Körper im Hoden, bei *Euchistus* und vielen andern ist der eine der beiden kleiner, bei dem dritten Typus (*Protenor, Anasa* usw.) fehlt dieser zweite kleinere Körper ganz. In den entsprechenden Ovarien findet sich statt des ungleichen Paares ein gleichgroßes Chromosomenpaar, ebenso statt des Monosoms. Wie gesagt, sieht Wilson in diesen Typen die verschiedenen Etappen einer allmählichen Chromosomenelimination. Mit einer derartigen Annahme, die auch Paulmier (1899) und Häcker (1907) machen, ist plötzlich die Tatsache, daß das accessorische Chromosom in nur eine Zelle gelangt, eine ganz selbstverständliche geworden. Ursprünglich war der notwendige Antagonist vorhanden, er ist allmählich geschwunden, und es wäre viel wunderbarer, wenn der einwertige Körper in einer Mitose, in der ganze Werte getrennt werden, nun auf einmal halbiert würde.

Der Weg des Abbaues dieses Chromosoms aber ist kein so gerader, wie Wilson ihn sich denkt. Die genauere Kenntnis des Monosoms der Orthopteren muß hier ergänzen. Bei *Blatta* hat Wassilieff einen interessanten Dualismus des accessorischen Chromosoms beschrieben; in den Ruhekernen zwischen zwei Vermehrungsteilungen teilt sich das accessorische Chromosom auf eine eigentümliche, sonst nicht beobachtete Weise, die vielleicht den Stempel eines degenerativen Vorgangs trägt, in zwei chromatische Körper, die miteinander in Zusammenhang bleiben. Vor jeder Mitose verschmelzen sie wieder; in den jungen Spermatocyten teilen sie sich abermals, und nachdem beide getrennt einen Abströmungsfortsatz gebildet haben, löst sich einer von beiden völlig auf.

Den nächsten Schritt stellt der von mir geschilderte Fall *Oedipoda* dar, wo der Dualismus des Körpers in den Spermatogonien nicht zutage tritt, in den Spermatocyten sich jedoch in analoger Weise äußert und ebenfalls zur Elimination eines Körpers führt. Einen

weiteren analogen Fall habe ich für *Pezotettyx* angedeutet; für *Locusta* erscheint er mir wahrscheinlich. Ich sehe in diesen Erscheinungen den Hinweis darauf, daß das accessorische Chromosom (Monosom) kein einwertiger Körper ist, wie man bisher allgemein angenommen hatte, sondern ein bivalenter mit ungleichwertigen Komponenten. Das Monosom bei *Blatta*, *Oedipoda*, *Psophus*, *Pezotettyx* ist ein latentes Idiochromosom. Ein Beweis dafür, daß es sich bei diesen Teilungen des Monosoms in den Ruhestadien nicht um eine unwichtige Abstoßung überflüssiger Substanz, sondern um die Sonderung zweier ursprünglich gleichwertiger Körper handelt, sehe ich vor allem darin, daß beide Teilprodukte die gleiche Fähigkeit besitzen, den Abströmungsfortsatz zu bilden, eine Fähigkeit, die wir ebenso wie die Schleifenbildung, aus der sie ja, wie wir gesehen, abzuleiten ist, für eine chromosomale, keinesfalls für eine nucleolare ansehen müssen. Der sich erschöpfende Chromatinfaden aber hat sich früher nicht erschöpft, vielmehr mit dem zweiten eine Schleife gebildet und in der ersten Reifeteilung als Chromosom seinen Antagonisten dargestellt. Die Folge seiner Erschöpfung ist unmittelbar die einseitige Verteilung des Monosoms, das nun erst ein wahres Monosom ist, in der Reduktionsteilung.

Wir könnten uns hierfür keinen besseren Beweis denken als das Vorhandensein eines Falles, in dem ein »Monosom« die Kennzeichen seiner Doppelwertigkeit aufweist, ohne vorhergehenden Eliminationsprozeß in beiden Teilungen geteilt wird und so in alle vier Spermatiden gelangt. Und in der Tat existiert der Zustand in mehreren Fällen. Zunächst in der Spermatogenese von *Forficula*. Zweiger beschreibt dort, wie schon einmal erwähnt, daß in den jungen Spermatocyten bald ein, bald zwei oder drei bivalente Chromososomen zu beobachten sind, die sich je zu semmelförmigen Tetraden ausbilden. Diese Allosomentetraden werden in der ersten Reifeteilung reduktionell geteilt, in der zweiten äquatoriell, jedesmal wie bei den Autosomen. Der einzige Unterschied ist, daß sie in den Ruhestadien des Kerns kompakt bleiben und bei den Teilungen nachschleppen. Es unterscheidet sich also die Teilung der normalen Chromosomen prinzipiell in nichts von den Allosomen.

Ein weiteres eindeutiges, hierhergehörendes Zwischenglied stellt ferner *Sagitta* nach den Untersuchungen von Miss Stevens dar. Ein Chromatinnucleolus tritt zwischen zwei Spermatogonienteilungen bereits als bivalenter Körper auf, erhält sich ohne Andeutung einer Bivalenz im Bukettstadium, wird einmal reduziert und einmal äqua-

tionell geteilt, also wie ein Autosoma auf die Spermatiden verteilt. In der Ovogenese findet sich nichts Derartiges. Da ein solches Verhalten nicht zu der Geschlechtsbestimmungstheorie paßt, deren Anhängerin Stevens ist, schreibt sie darüber: »In *Sagitta* this element certainly can not be regarded as a spezialised spermatogonial chromosom«, obwohl es in seinem Schicksal zwei normalen Chromosomen mehr gleicht als ein Heterochromosom nach dem Diplosomentypus.

Cybister bietet nach Voinov einen weiteren analogen Fall, mancher andre ließe sich anreihen.

Den nächsten Schritt würden also nach unsrer Meinung *Blatta, Oedipoda* usw. bieten, wo sich das Monosom noch als zweiwertig offenbart, der eine Teil jedoch abgebaut, der andre auf eine Zelle verteilt wird. Wenn durch diesen Gedankengang die Tatsache der ungleichen Verteilung auch genügend erklärt, ja selbstverständlich wird, so ist über die Wirkung derselben auf die Kräfte des Spermatozoons damit noch gar nichts gesagt; da wir aus oben auseinandergesetzten Gründen in dem Chromatin des accessorischen Chromosoms funktionelle Substanz sehen, so läge der Gedanke nahe, daß auch der Dimorphismus der Spermatozoen auf funktionellem Gebiete liege, daß eine Sorte größere Beweglichkeit aufweise als die andre oder ähnliches. Hier könnten Experimente vielleicht etwas zutage fördern. Es sei noch einmal auf gewisse Lagebeziehungen zwischen accessorischem Chromosom und Achsenfadencentriol hingewiesen, die vielleicht in diese Richtung deuten. — Die Ansicht, daß eine der beiden Kategorien überhaupt nicht befruchtungsfähig sei, glaube ich zurückweisen zu müssen. Im übrigen ist die Erklärung erst mit der Kenntnis der Vorgänge bei der Befruchtung denkbar, und es erscheint mir müßig, hier die Phantasie walten zu lassen.

Wenn wir auch glauben, daß wir durch die Konstatierung eines dem accessorischen Chromosom völlig analogen Körpers in der Ovogenese eines Orthopteron und durch die Aufdeckung seiner Beziehungen zum Giardinaschen Ring die Kenntnis und die Theorie der Heterochromosome etwas gefördert haben, so bietet uns eben doch noch dieser Gegenstand eine Menge dunkler Punkte. Es obliegt uns zum Schlusse, noch kurz hinzudeuten auf die nächsten Ziele und Wege zu ihrer Erforschung. Vor allem ist zu wünschen, daß die amerikanische Art, Spermatogenesen zu untersuchen, d. h. von möglichst vielen Tieren einige wenige den Autor gerade interessierende Bilder zu geben, mehr ersetzt würde durch eingehende Untersuchung einiger Formen. Nur dadurch ist eine genügende Würdigung der Beziehungen

zu Nucleolen, zum Bukettstadium usw. ermöglicht, die, wie wir gesehen, zu mancherlei Klärung beitragen können. Insbesondere ist dies bei den Hemipteren erwünscht. Ferner obliegt es, trotz der großen, schon erwähnten Schwierigkeiten, der nächsten Zukunft, das Verhalten des accessorischen Chromosoms bei der Befruchtung zu studieren. Es ist sehr wohl möglich, daß uns hier noch große Überraschungen bevorstehen. Notwendigerweise muß sich daran das Studium der Keimbahn bzw. das erste Auftreten des Heterochromosoms anschließen. Als letzte Forderung beim Studium der Keimzellen muß das Experiment aufgestellt werden, das, besonders was das rein Celluläre betrifft, hier erst in den Anfangsstadien steht.

Anhang.

Wie sehr die im vorstehenden behandelten Fragen im Mittelpunkt des Interesses stehen, beweist die Reihe von Untersuchungen, die in der Zeit zwischen Fertigstellung und Drucklegung über verwandte Fragen erschienen sind oder doch erst jetzt dem Verfasser zu Gesicht kommen. Es würde zu weit führen, hier alle diese Arbeiten in Beziehung zu setzen zu den Ergebnissen dieser Studie über die Geschlechtszellen der Orthopteren. Nur einiges, was enge Fühlung mit diesen hat, sei herausgegriffen.

Eine Anzahl amerikanischer Arbeiten beschäftigt sich mit der Spermatogenese von Acridiern und Locustiden. Davis hat an einer Reihe von Arten genau den gleichen Modus der Reduktion beschrieben, zu dem ich gekommen bin: Konjugation end to end, Bukettstadium, Längsspaltung während diesem, erste Reifeteilung = Reduktionsteilung durch den Querspalt, zweite Reifeteilung = Äquationsteilung durch den Längsspalt. Auch er findet, daß beim Auftreten des Längsspaltes im Bukett sich in den beiden Spalthälften die Chromiolen genau entsprechen. Neben den Autosomen ist stets ein Heterochromosom vom Typus des Monosoms vorhanden, das in der ersten Teilung ungleich, in der zweiten äquationell verteilt wird. Daß diesem im Ovar zwei gewöhnliche Chromosomen entsprechen, wird bestätigt. Ein Verdienst der Arbeit ist es, daß sie gegen die ursprüngliche Vorstellung von der Starrheit des Monosoms während der Wachstumsperiode und während der Tetradenbildung auftritt. Auch hier wird die polare Orientierung des Heterochromosoms während des Bukettstadiums mehrfach beobachtet, wie dies Wassilieff, dessen Arbeit der Verf. merkwürdiger Weise nicht kennt, zum ersten Male

getan. Auch die Vacuolisierung, die hierbei in die Erscheinung tritt, harmoniert vortrefflich mit meinen Angaben, besonders bei *Gryllus*. Die Vorgänge nach dem Bukettstadium variieren in ihren Details. Allgemein gültig ist hierfür, was auch im vorstehenden mit Nachdruck betont wurde, daß es sich um eine unterdrückte Wiederholung der Erscheinungen handelt, die sich an den Autosomen abspielen. Unter Umständen kann es hierbei zu einer Längsspaltung des teilweise fadenförmig verlängerten Monosoms kommen, wie ich sie für dasselbe im Bukettstadium der Ovocyten von *Gryllus campestris* beschrieben habe. Aus dieser weitgehenden Übereinstimmung nicht nur in den nackten Tatsachen, sondern auch im ganzen Habitus der beigegebenen Figuren und aus den wiederholten Angaben über eine Zweiteilung des »Monosoms« geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß es sich auch hier um den Abbau eines Teiles des bivalenten Körpers handelt, der dem Verf. entgehen mußte, da die verwendete Eisenhämatoxylinmethode eine Unterscheidung von Chromatinnucleolen und achromatischen Nucleolen ja nicht gestattet.

Die gleichen Nachteile dieser einseitigen Arbeitsmethode machen sich bei einem Teil der nachfolgenden Untersuchungen bemerkbar, deren Angaben über das Verhalten des Monosoms nirgends als befriedigende angesehen werden können. So hat Mc Clung die Spermatogenese von *Xiphidium* noch einmal untersucht. Den Modus der ersten Reifeteilung konnte er an dem wenig günstigen Objekt nicht mit Sicherheit bestimmen, in der zweiten Reifeteilung wird zweifellos längsgeteilt. In bezug auf das Monosom verdient Erwähnung, daß der Verf. die Ansicht Ottes bezüglich der Art, wie das Chromosom in der zweiten Reifeteilung geteilt wird (vgl. S. 368), wohl mit Recht nicht teilt und diesen bisher einzigen Ausnahmefall bei *Locusta* als nicht gegeben erachtet.

Im gleichen Heft des Kans. Univ. Sci. Bulletin folgen auf die Arbeit des Lehrers drei Arbeiten aus seinem Schülerkreis, die sich mit der gleichen Frage beschäftigen. Robertson schreibt über die Chromosomen von *Syrbula admirabilis* (Acridier), Miss Nowlin über die von *Melanoplus bivittatus* (Acridier) und Miss Pinney über die Organisation der Chromosomen von *Phrynotettix magnus*.

Die Chromosomen von *Syrbula* werden in elf Paare mit je gleich großen Komponenten geordnet. Dazu kommt noch ein Monosom, an dem aber die Andeutungen eines bivalenten Aufbaus, die Montgomery an einer andern *Syrbula*-Art beschrieben, nicht wiedergefunden wurde.

Die Reduktion wird nach der Mc Clungschen Auffassung geschildert, die wir im vorstehenden bereits diskutierten.

Die Chromosomen von *Melanoplus* weisen die gleichen Zahlenverhältnisse auf wie die von *Syrbula*. Auch für den Reduktionsmodus gilt das gleiche. Die Größen der Chromosomen sind konstant in den Mitosen auch verschiedener Individuen, wie dies auch Robertson mit vielem Aufwand nachzuweisen sucht, ohne daß diese Tafeln die Beweiskräftigkeit der Bilder übertreffen, die die Paarung der Chromosomen in den Äquatorialplatten der Spermatogonien illustrieren.

Pinney schließlich hat die auch in dieser Arbeit beschriebenen Chromosomenbläschen zwischen den Vermehrungsteilungen bei *Phrynotettix* eingehender untersucht und unsre Kenntnis von diesem Stadium in einigen Punkten vervollständigt. Neu sind die Angaben, wie sich das körnige Chromatin vor der Chromosomenbildung allmählich spiralig an der Membran anordnet, durch Verdichtung das Aussehen von Haarlocken bekommt und wie diese dann in die relativ gedrungenen Chromosomen der Äquatorialplatte übergehen. Die gleiche Entwicklung macht das accessorische Chromosom, nur etwas nachschleppend, mit. Neu ist ferner die interessante Beobachtung, daß bei der Telophase an den polaren Enden der Chromosomenbläschen, also genau an der Stelle, an der die Spindelfasern ansetzten, je ein centriolähnlicher Körper kompakt bleibt. Dieser läßt sich bis in die Enden der nächsten Chromosomengeneration verfolgen, scheint also ein nur durch Teilung sich fortpflanzendes Organell der Zelle zu sein, das jedes Chromosom polar differenziert und den Ansatz der Fasern ein für allemal bestimmt. Weiterhin sucht die Verf. die Permanenz dieser Körper bis in die Spermatiden hinein nachzuweisen. Bis zum Bukettstadium besteht eine Lücke, die sich auch nur schwer dürfte ausfüllen lassen. Im Bukettstadium selbst findet die Verf. die Körper wieder in den polaren Anschwellungen der Chromosomenschleifen, die auch wir (Fig. 20, 21) beschrieben haben. Dies erscheint mir, in anbetracht der großen Variabilität dieser Erscheinung — nicht selten fehlt sie ganz (Fig. 36) — recht fraglich. Merkwürdig sind allerdings die scharf abgesetzten Punkte, die sich bei Pinney an den Tetradenfiguren wiederfinden, und von denen sich noch in den Spermatiden unscheinbare granulae (»*polar granules*«) ableiten lassen sollen (?). — Schließlich noch ein Wort über die Fig. 19, Taf. XXIII. Die beiden gleichgroßen, mit Eisenhämatoxylin geschwärzten Körper sind von der Verf. wohl sicher falsch verstanden worden. Nach Wassilieffs und meinen Erfahrungen an *Blatta, Oedipoda* und *Pezzotettix* ist nur

einer der beiden auf diesem Stadium chromatisch, während der andre, aus nucleolarer Grundsubstanz bestehend, den erschöpften Rest des Teils vom accessorischen Chromosom darstellt, dessen Geschichte der Verf. entgangen ist. —

Auch eine, wenn auch kurze Notiz bezüglich des Ovariums von *Gryllus* ist in der Zwischenzeit erschienen bzw. dem Verfasser zu Gesicht gekommen. Gutherz teilt in einer Sitzung der Physiologischen Gesellschaft in Berlin (1908) mit, daß er das Ovarium von *Gryllus* auf seine Chromosomenzahl hin untersucht habe. Er fand Äquatorialplatten, die die Zählung von 22 Chromosomen gestatteten, unter denen sich zwei besonders große befinden. Diese entsprechen, wie es Wilson als Regel aufgestellt, dem einen Heterochromosom des Männchens, das mit diesem 21 Chromosomen zählt. Ich habe mich über Zahl und Größenverhältnisse im vorstehenden nicht geäußert, da die Äquatorialplatten, die ich fand, nie eine Zählung gestatteten, sondern oft völlig verklumpt waren. Nach der einzigen Figur, die Gutherz gibt, läßt sich nicht sicher entscheiden, ob unser accessorischer Körper eines der Chromosomen ist, die als mit dem Heterochromosom des Männchens korrespondierend bezeichnet werden. Möglicherweise ist auch dieser in dem »Körnchenhaufen, welcher, der Platte dicht anliegend, meist etwa ein Drittel ihrer Peripherie einnimmt,« wiederzufinden. Der Vortragende erwähnt von diesem Gebilde weiterhin nur, daß es »in der Anaphase Beziehungen zur Spindel einzugehen scheint«. Da keinerlei Angaben über ungleiche Verteilung des Köpers, Zustand im ruhenden Kern oder in der Ovocyte gemacht werden, läßt sich die Frage nach dem kurzen Bericht nicht entscheiden.

Zusatz während der Korrektur. Eine eben erschienene Untersuchung von H. v. Winiwarter und G. Saintmont (Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (chat). Chap. IV. Ovogenèse de la zone corticale primitive. Arch. Biol. Tom. XXIV. 1909.) macht einen erneuten Nachtrag nötig, da ihr Inhalt teilweise die engsten Beziehungen zu den im vorstehenden im Ovar von *Gryllus* geschilderten Tatsachen aufweist. Die Verf. konnten nämlich im Ovar der Katze ein unzweifelhaftes accessorisches Chromosom (sog. »Monosom«) beobachten. Das Vorhandensein des Heterochromosoms in der weiblichen Drüse ist nach meinen Befunden nicht mehr so sehr überraschend, um so mehr aber die Tatsache, daß es das Ovar eines Wirbeltiers ist. Damit ist der Bann gebrochen, der nur Tracheaten Heterochromosome zuschrieb, und es steht zu er-

warten, daß damit nun, wie 1891 durch Henkings Arbeit für Insekten, eine Periode der Konstatierung der Heterochromosome aller Tierklassen eingeleitet wird. F. Baltzers Untersuchung über die hakenförmigen Chromosomen der Seeigel (1909) deutet ebenfalls nach einer solchen Richtung.

Was die Details betrifft, die beide Forscher bringen, so sind sie von den bei *Gryllus* geschilderten recht verschieden. In den Ovogonien findet sich das Chromosom erst vor der Teilung, allerdings sehr frühzeitig, als längsgespaltenes Stäbchen. In der Äquatorialplatte fällt es durch seine bedeutende Größe auf, bei der Mitose schleppt es nach. Während des funktionellen Stadiums des Kerns ist es, wie gesagt, nicht zu beobachten. In jungen Spermatocyten findet sich neben ihm, oft mit ihm verklebt, ein echter Nucleolus. Beide Körper wachsen entsprechend der wachsenden Zelle. Während des Bukettstadiums wird das Chromosom längsgespalten; an der Orientierung der Autosome nimmt es in keiner Weise teil. In der in der Folge einsetzenden Degeneration — es wurden bisher nur die Elemente der Pflügerschen Schläuche untersucht — verschwindet es plötzlich, ohne daß die Art der Auflösung beobachtet wurde. Der inzwischen vacuolisierte Plastinnucleolus folgt ihm hierin bald nach.

Wir dürfen mit Spannung den weiteren Resultaten entgegensehen, so weit sie sich auf die Form beziehen, in der das accessorische Chromosom in den Eikern eingeht, und auf die Art, wie es in den Reifeteilungen verteilt wird, deren Untersuchung hier nicht die Schwierigkeiten zu überwinden hat, wie bei den Insekten.

Literaturverzeichnis.

Baumgartner, W. J. 1904. Some new evidences for the individuality of chromosomes. In: Biol. Bull. Vol. 8, 1904.

Blackman, V. H. 1905. The spermatogenesis of the Myriapodi. III. The spermatogenesis of Scolopendra heros. In: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 48, 1905.

Böhm, A. 1888. Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon. In: Archiv mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.

Boring, A. M. 1907. A Study of the Spermatogenesis of Twenty-two Species of Membracidae, Jassidae, Cercopidae and Fulgoridae. Journ. exp. Zool. Vol. IV. 1907.

Bott, K. 1906. Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris nebst Mitteilungen über ihren Bau. Arch. f. Protistenkunde. Bd. VIII. 1906.

Brandt, A. 1878. Über das Ei und seine Bildungsstelle. Leipzig 1878.

Brunelli, G. Contributo alla conoscenza della spermatogenesi negli Ortotteri. Atti della R. Acad. dei Lincei. Vol. 16. 1907.

Bütschli, O. 1876. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senkenb. Naturf. Ges. Bd. X. 1876.

Castle, W. E. 1896. The early embryology of ciona intestinalis. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXVII. 1896.

—— 1903. The heredity of sex. Ibid. Vol. XXXX. 4. 1903.

Cuénot, L. 1899. Sur la détermination du sexe ches les animaux. Bull. Sci. de la France et de la Belgique. Vol. XXXII. 1.

Cardiff, Ira D. 1906. A study of synapsis and reduction. In: Bull. Torrey bot. Club. Vol. 33. 1906.

Doncaster, L. 1906. Spermatogenesis of the hive bee (Apis mellifica). In: Anat. Anz. 29, 1906.

Davis, H. S., 1808. Spermatogenesis in Acrididæ and Locustidæ. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 53.

Duesberg, J. 1907. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71. 1907.

Field, G. W. 1895. Morphology and physiology of Echinoderm spermatozoon. Journ. Morph. Bd. XI. 1895.

Fick, R. 1906. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln, Erg. Anat. u. Entwicklungsgesch. XVI. Bd. 1906.

Foot, Katharine and E. C. Strobell. 1907. The "accessory chromosome" of Anasia tristis. Biol. Bull. Vol. 12. 1897.

Gerasimoff, J. J. 1901. Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Moskau 1901.

Giardina, A. 1901. Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatschrift. Anat. u. Phys. Vol. 18. 1901.

—— 1902. Sui primi stadii dell' ovogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. pag. XXI. 1902.

Giglio-Tos. 1908. I mitocondri nelle cellule seminali di Pamphagus marmoratus. Biologica. Vol. II. 1908.

Godlewsky. 1902. Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelsystems der Säugetiere. Arch. mikr. Anat. Bd. 60. 1902.

Goldschmidt, R. 1902. Untersuchungen über Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Z. f. wiss. Zool. Bd. 72. 1902.

—— 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrbücher. Anat. Vol. 21. 1904.

1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zool. Jahrb. f. Anat. Bd. 21. 1905.

— 1908. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium buceolatum Still. et Hass. (Distomum lanceolatum). Arch. f. Zellforschung. Bd. 1. 1908.

—— 1909. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellforschung. Bd. 2, 1909.

Goldschmidt, R. und Popoff, M. 1907. Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 8. 1907.

Grégoire, V. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes I. La Cellule. Vol. 22. 1905.

—— 1908. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? La Cellule. Vol. 25. 1908.

Gross, J. 1903. Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zoolog. Jahrb. Anat. Bd. 18. 1903.

—— 1904. Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 20. 1904.

—— 1906. Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool. Jahrb. Bd. XXIII. 1906.

Gutherz, S. 1906. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1906.

—— 1908. Verhandl. d. Physiol. Ges. Berlin. In: Centralbl. f. Physiol. Bd. XXII.

Häcker, V. 1892. Die Eibildung bei Cyclops und Cnathocamptus. Zool. Jahrb. Bd. V. 1892.

—— 1900. Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat Anzeiger. Bd. 17. 1900.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergeb. u. Fortschritte d. Zool. Bd. 1. 1907.

Henking, H. 1891. Über Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus. Z. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.

Hertwig, R. 1898. Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. bayr. Akad. d. Wissensch. 1898.

—— 1903. Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23. 1903.

—— 1904. Über physiologische Degeneration bei Actinosphärium Eichhorni. Nebst Bemerkungen zur Ätiologie der Geschwülste. Jenaische Denkschriften 11.

—— 1906. Über die Ursache des Todes. Vortrag. Beilage d. Allg. Zeitung. 12. u. 13. Dez. 1906.

—— 1907. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Ges. Morph. Phys. München. 1907.

—— 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Archiv f. Zellforschung. Bd. 1. 1908.

Julin, Ch. 1893. Ovogenèse et spermatogenèse des Ascidiens etc. Bull. Scient. Fr. et Belg. Bd. 25. 1893.

Korschelt, E. 1895. Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zt. f. wiss. Zool. Bd. 60, 1895.

Korschelt, E. u. Heider, K. 1903. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Lief. 2. 1. u. 2. Aufl. Jena 1903.

Lams, H. 1908. Les divisions des Spermatocytes chez la Fourmi (Camponotus herculanens L.). Arch. f. Zellforschung. 1. Bd. 1908.

Lenhossek, M. v. 1898. Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. 51. 1898.

Mc Clung, C. E. 1899. A peculiar nuclear element in the male reproductive cells of insects. Zool. Bull. Vol. II. 1899.

—— 1900. The spermatocyte divisions of the Acrididae. Kansas Quart.

Mc Clung, O. E. 1902. The spermatocyte divisions of the Locustidae. Kansas Univ. Sci. Bull. 1. 1902.

—— 1905. The chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. Biol. Bull. Vol. 9. 1905.

—— 1902. The accessory chromosome — sex determinant? Biol. Bull. Vol. 3. 1905.

—— 1905. Further notes on the chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Science. Vol. 21. 1902.

Mc Gill, C. 1904. The spermatogenesis of Anax junius. Univ. Missouri Stud. Vol. 2. 1904.

—— 1906. The behaviour of the nucleoli during Ovogenesis of the Dragon-fly with especial reference to synapsis. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 23. 1906.

Mc Gregoir, J. H. 1899. The spermatogenesis of Amphiuma. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.

Marcus, H. 1906. Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner) (Ascaris mystax). Arch. f. mikr. Anat. Vol. 68. 1906.

—— 1907. Über die Thymus. Verh. d. anat. Ges. in Würzburg. 1907.

—— 1908. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. 1. Über das Schlundspaltengebiet. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71. 1908.

Mark, E. L. and Copeland, M. 1906. Some stages in the spermatogenesis of the honey bee. Cont. Mus. Comp. zool. Harv. College. Nr. 179. 1906.

Medes, G. 1905. The spermatogenesis of Scutigera forceps. Biol. Bull. Vol. 9. 1905.

Meves, Fr. 1895. Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Oocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz. Bd. X. 1895.

—— 1906. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.

—— 1902. Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61. 1902.

—— 1907. Die Spermatocytenteilung bei der Honigbiene nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. mikr. Anat. Bd. 72. 1908.

—— und Duesberg, J. 1908. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabo L.). Arch. mikr. Anat. Bd. 71. 1908.

Montgomery, T. H. 1897. Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of Peutatoma. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.

—— 1898. The spermatogenesis of Peutatoma up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XII. 1898.

—— 1899. Chromatinreduction in hemiptera: a correction. Zool. Anz. Bd. 22. 1899.

—— 1900. The spermatogenesis of Peripatus balfouri up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Anat. XIV. 1905.

—— 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Transact. of the Amer. Phil. Soc. Vol. 20. 1901.

—— 1904. Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells. Biol. Bull. Vol. 6. 1904.

Montgomery, T. H. 1905. The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general considerations upon chromosomenreduction and the heterchromosomes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1905.

—— 1906. The terminology of aberrant chromosomes and their behavior in certain hemiptera. Science 23. 1906.

—— 1906. Chromosomes in the spermatogenesis of the hemiptera heteroptera. Trans. Amer. Phil. Soc. 21. 1906.

Mollé, J. van. 1907. Les spermatocytes dans l'écureuil. La Cellule. Vol. XXIV.

Moore, J. E. S. 1895. On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 38. 1895.

Moore, J., E., S. and Robinson, L., E. 1905. On the behavior of the nucleolus in the spermatogenesis of Periplaneta americana. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 48. 1905.

Munson, J, P. 1906. Spermatogenesis of the Butterfly, Papilio Rutulus. Proc. of the Boston soc. Nat. Hist. Vol. 33. 1906.

Nekrassoff, A. 1903. Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eis vom Cymbulia Peronii. Anat. Anz. Bd. 24. 1903.

Nowlin, W. A. 1906. A study of the spermatogenesis Coptocycla of aurichalcea and Coptocycla guttata, with especial reference to the problem of sex-determination. J. Exp. Zool. Baltimore. 3. Bd. 1906.

—— 1908. The Chromosome Complex of Melanoplus bivittatus. Kans. Univ. Sci. Bull. Vol. IV.

Obst, P. 1899. Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Z. f. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.

Otte, M., 1907. Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. Zool. Jahrb. Anat. 24. Bd. 1907.

Paulmier, F. 1898. Chromatin reduction in the Hemiptera. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898.

—— 1899. The spermatogenesis of Anasia tristis. Journ. of Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.

Platner, G. 1889. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889.

Popoff, M. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

—— 1907. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Festschrift für R. Hertwig. 1907.

—— 1908. Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforschung. Bd. 1. 1908.

Rath. O. vom. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892.

—— 1896. Neue Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1896.

Robertson, W. R. B. 1908. The Chromosome Complex of Syrbula admirabilis. Kansas Univ. Sc. Bull. Vol. VI. 1908.

Schreiner, A. u. K. E. 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Arch. Biol. XXII. 1906.

—— 1908. Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Videnskabs-Selskabets Skrifter. Math. nat. kl. 1908.

Schreiner, A. u. K. E. 1908. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus. Lss. Videnskr. Selsk. Skrift. 1. Kl. 1908.

Selenka, G. 1881. Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biol. Centralbl. Bd. 1. 1881.

Sinéty, R. de. 1901. Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. La Cellule. Vol. 19. 1901.

Sutton, W. S. 1900. The spermatogonial divisions in Brachystola magna. Bull. Kansas Univ. Vol. IV. 1900.

—— 1902. On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. IV. 1. 1902.

—— 1903. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. IV. 5. 1903.

Spuler, A. 1900. Über die Teilungserscheinungen der Eizelle in degenerierenden Follikeln des Säugetierovariums. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte. Nr. 50. 1900.

Stevens, N. M. 1903. On the ovogenesis and spermatogenesis of Sagitta bipunctata. Zool. Jahrb. Bd. 18. 1903.

—— 1905. Studies in spermatogenesis with especial reference to the »accessory chromosome«. Publ. of Carnegie Inst. 1905.

—— 1906. Studies in spermatogenesis II. A comparative study of the Heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with especial reference to sex determination. Carnegie Inst. Publ. Nr. 36. 1906.

—— 1908. A Study of the Germ Cells of certain Diptera with Reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis. Journ. exp. Zool. Vol. V. 1908.

Vejdovský, F. 1907. Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung. Böhm. Ges. d. Wissensch. 1907.

Voinov, D. N. 1902. La spermatogenèse chez le Cybister Roeselii. C. R. Acad. Sc. Paris. 1902.

—— 1903. La spermatogenèse d'été chez le Cybister Roeselii. Arch. Zool. expér. Vol. 1. 1903.

—— 1904. Sur une disposition de la chromatine, dans la spermatogenèse du Gryllus campestris, reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogenèse. Arch. Zool. expér. N. et R. Serie 4 t. 2. 1904.

Wallace, L. B. 1900. The accessory chromosome in the spider. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

Wassilieff, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

Wilcox, E. V. 1895. Spermatogenesis of Caloptenus femur rubrum and Cicada tibicen. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 27. 1895.

—— 1896. Further studies on the Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 28. 1896.

Wilke, G. 1907. Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris L. Jenaische Z. f. Naturw. Bd. 42. 1907.

Wilson, F. B. 1905. Studies on chromosomes I. The behavior of idiochromosomes and heterotropic chromosomes hemiptera. Journ. exp. Zool. Vol. II. 1905.

—— 1905. Studies on chromosomes II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. Ibid. 1906.

Wilson, F. B. 1906. Studies on chromosomes III. The sexual differences of the chromosome groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid. Vol. III. 1906.

—— 1905. The chromosomes in relation of the determination of sex in insects. Ibid. Vol. II. 1905.

Winiwarter, H. von. 1900. Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. Biologie. Vol. 17. 1900.

Woltereck, R. 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakodeneies usw. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 64. 1898.

Zweiger, 1906. Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. 42. 1906.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren wurden, soweit nichts andres angegeben ist, bei 1000facher Vergrößerung mittels des Abbeschen Zeichenapparates auf der Höhe des Arbeitstisches entworfen (Leitz. Ölimm $^1/_{12}$, Okul. 4).

Tafel XVI.

(*Oedipoda.*)

Fig. 1. Ruhende Spermatogonien.
Fig. 2. Spermatogonien nach der Teilung.
Fig. 3. Äquatorialplatte eines Spermatogoniums.
Fig. 4, 5, 6, 7, 8. Ausbildung von Bläschen um jedes Chromosom.
Fig. 9, 10, 11. Weitere Spermatogonienteilung.
Fig. 12. Telophase der letzten Spermatogonienteilung.
Fig. 13, 14, 18. Auflösung der Chromosomen.
Fig. 18. Teilung des accessorischen Chromosoms.
Fig. 15, 16, 17. Degenerative Spermatogonien.
Fig. 19. Leptotänes Bukettstadium; access. Chrom. nicht getroffen.
Fig. 20. Ebenfalls, die beiden Teilprodukte des access. Chromosoms nach dem Pol zu orientiert. Abströmungsprozeß.
Fig. 21, 22. Diplotänes Bukettstadium. Abströmungsprozeß der Teilprodukte des accessorischen Chromosoms.
Fig. 23–30. Der Abströmungsprozeß des accessorischen Chromosoms durch die Obstsche Nucleolenfärbung dargestellt.
Fig. 23. Das accessorische Chromosom noch ungeteilt.
Fig. 24. Das accessorische Chromosom teilt sich.
Fig. 25. Abströmungsfäden. Ein Teilprodukt wird achromatisch.
Fig. 26—30. Weitere Schicksale des sich erhaltenden und des sich auflösenden Teiles.
Fig. 31—35. Degenerationsstadien junger Spermatocyten 1. Ordnung.
Fig. 32, 33, 34. Das accessorische Chromosom spielt eine eigene Rolle.
Fig. 36. Diplotänes Bukettstadium mit accessorischem Chromosom schräg von oben gesehen.

Tafel XVII.

(*Oedipoda, Pezzotettyx.*)

Fig. 37—46. Tetradenbildung.
Fig. 37. Auflösung des Bukettstadiums. Querspalt.
Fig. 38. Querspalt!
Fig. 39. Fortschreitende Verdichtung der Schleifen.
Fig. 40. Die längsgespaltenen Schleifen biegen um.
Fig. 41, 42, 43. Verschiedene Tetraden.
Fig. 44. Das accessorische Chromosom längsgespalten (stark extrahiert).
Fig. 45. Ringtetraden und accessorisches Chromosom.
Fig. 46. Die Ringöffnung ist verschwunden. An der Membran das accessorische Chromosom.
Fig. 47—53. Stadien der ersten Reifeteilung.
Fig. 47. Äquatorialplatte mit unfertigen Tetraden.
Fig. 48. Äquatorialplatte. 11 Tetraden und das accessorische Chromosom.
Fig. 49. Das accessorische Chromosom rückt nach einem Pol.
Fig. 54, 55. *Pezzotettyx pedestris.*
Fig. 54. Diplotänes Bukettstadium, die beiden Derivate des accessorischen Chromosoms nach dem gemeinsamen Pol strebend.
Fig. 55. Erste Reifeteilung mit typischer Teilungsform (rechts).

Tafel XVIII.

(*Oedipoda.*)

Fig. 56—60. Teilung der Spermatocyten I. Ordnung.
Fig. 61. Ruhestadium zwischen erster und zweiter Reifeteilung; längsgespaltenes Chromosom; accessorisches Chromosom.
Fig. 62—74. Zweite Reifeteilung.
Fig. 62. Auflösung des Kerns, wandernde Centriolen.
Fig. 63, 64. Gestaltung der Äquatorialplatte.
Fig. 65. Zweite Reifeteilung von der Seite. Die Chromosomen sind längsgespalten.
Fig. 66. Äquatorialplatte mit zwölf Chromosomen, darunter das accessorische.
Fig. 67. Äquatorialplatte mit elf Chromosomen.
Fig. 68—71. Auseinanderweichende Chromosomen.
Fig. 72—74. Teilung des Plasmas, des Chromidiums, der Verbindungsfasern.

Tafel XIX.

(*Oedipoda, Decticus, Locusta.*)

Fig. 75—81. Zur Spermatidenbildung von Oedipoda.
Fig. 75. Zwei gleiche Centriolen; das accessorische Chromoson noch sichtbar.
Fig. 76. Das eine Centriol ist ein Ringcentriol geworden.
Fig. 77. Das stäbchenförmige Centriol ist an die Seite gewandert.
Fig. 78. Reduktion der Kern- und Plasmamenge.
Fig. 79. Das stäbchenförmige Centriol beinahe an der Spitze.
Fig. 80. Das stäbchenförmige Centriol hat die Spitze erreicht.
Fig. 81. Späteres Spermatidenstadium. Das Spitzencentriol ist verschwunden.
Fig. 82—88. Zur Spermatogenese von *Decticus verrucosus.*

Fig. 82. Spermatogonienäqatorialplatte.

Fig. 83. Unvollständige Kernbildung; das accessorische Chromosom bleibt kompakt, liegt in einer eigenen Vacuole.

Fig. 84. Junge Spermatocyte. Kernbildung. Das accessorische Chromosom kompakt, im Plasma.

Fig. 85, 86. Fortgeschrittene Spermatocyten. Accessorisches Chromosom ins Kernbläschen gelangt.

Fig. 87. Diplotänes Bukettstadium. Accessorisches Chromosom mit Abströmungsfortsatz. Nucleolus.

Fig. 88. Spermatide; accessorisches Chromosom am Ringcentriol.

Fig. 89—92. Spermatocyten von *Locusta viridissima*.

Fig. 89, 90, 91. Bukettstadium; accessorisches Chromosom mit Abströmungsfortsatz. Nucleolen.

Fig. 92. Verschiedene Formen des accessorischen Chromosoms während des Bukettstadiums.

Tafel XX.

(*Gryllus campestris*, Ovar.)

Fig. 93—98. Endfaden des Ovars.

Fig. 93. Übersichtsbild, bei Beginn der Keimzone.

Fig. 94—98. Die Mitose der Endfadenzellen.

Fig. 99, 100. Accessorischer Körper von oben.

Fig. 101—104. Accessorischer Körper von der Seite; die Chromosomen teilweise sich zur Teilung vorbereitend.

Fig. 104. Teilung desselben.

Fig. 105, 106. Ovogonien vor der Teilung. Tetraden; accessorischer Körper.

Fig. 107. Habitusbild. Teilungen (Metaphase und Anaphase); ungleiche Verteilung des accessorischen Körpers.

Fig. 108—115. Ovogonienteilungen.

Fig. 109. Äquatorialplatte.

Fig. 112. Interessante Telophase mit accessorischem Körper.

Fig. 113, 114. Mitosen aus einer zweiten Ovogoniengeneration.

Fig. 115. Nächstes Stadium. Accessorischer Körper in nur einer Tochterzelle.

Fig. 116. Habitusbild. Nach der letzten Ovogonienteilung rekonstruierte Kerne. Allmähliche Bildung des Bukettstadiums; dieses und Synapsis.

Fig. 117, 118. Das Bukettstadium einleitende Vorgänge.

Tafel XXI.

(*Gryllus campestris*, Ovar.)

Fig. 119. Junges Bukettstadium; Chromidialaustritt, der accessorische Körper in Beziehung zum Pol.

Fig. 120—130. Bukettstadien.

Fig. 120. Der accessorische Körper hat einen Abströmungsfortsatz gebildet. Leptotänstadium.

Fig. 121. Maximale Kontraktion des Buketts (Synapsis) vgl. Fig. 116.

Fig. 122. Der accessorische Körper erscheint traubig vacuolisiert.

Fig. 123. Querspalt der Schleifen an zwei Stellen. Accessorischer Körper nicht im Schnitt.

Fig. 124. Der accessorische Körper in zwei zerfallen.

Fig. 126. Der Abströmungsfortsatz des accessorischen Körpers längsgespalten. Auch die übrigen Schleifen. Diplotänstadium.

Fig. 129. Diplotänstadium. Beginnende Auflösung des Buketts. Der accessorische Körper in Granula zerfallen.

Fig. 130. Fortgeschrittene Auflösung des Buketts. Der accessorische Körper hat seinen Fortsatz verloren.

Fig. 131—136. Allmähliche Auflösung der Tetradenchromosomen.

Fig. 131. Der accessorische Körper vacuolisiert.

Fig. 132. Das Ei wächst. Der accessorische Körper granuliert mit kompaktem Centrum.

Fig. 134, 135. Längs- und Querspalt ist noch zu sehen.

Fig. 136. Die Chromosomenauflösung bereits sehr weit fortgeschritten.

Fig. 137—143. Zerfall des accessorischen Körpers und weitere Auflösung der Tetraden.

Fig. 137. Chromosomen nur schwach färbbar zu erkennen.

Fig. 138. Zerfall des accessorischen Körpers. Die Reste des Chromosomenchromatins verteilen sich immer gleichmäßiger.

Fig. 139, 140, 141. Imm. $^1/_{12}$, Okul. 1. Delafieldsches Hämatoxylin, Eosin. Allmählicher körniger Zerfall, dunkle Centren im accessorischen Körper, Nucleolen.

Fig. 142. Definitiver Zustand. Gleichförmig verteilte Granula vom accessorischen Körper (stark färbbar), dazwischen (schwach färbbare) Granulation, von den Tetradenchromosomen stammend.

Fig. 143. Imm. $^1/_{12}$. Okul. 1. Zwei Eizellen, degenerierte Zellen verdauend.

Lebenslauf.

Ich, Paul Ernst Christof Buchner, bin am 12. April 1886 in Nürnberg als Sohn des praktischen Arztes Dr. med. Wilh. Buchner und seiner Ehefrau Julie Buchner geb. Mengin geboren. Nachdem ich in der gleichen Stadt das humanistische Gymnasium im Jahre 1905 absolviert hatte, widmete ich mich in Würzburg 1905 und 1906 allgemeinnaturwissenschaftlichen Studien und hörte unter andern Boveri, Spemann (Zoologie), Stöhr, Sobotta, Schultze (Anatomie), Kraus (Botanik). In München wandte ich mich hierauf 1906—1908 im Zoologischen Institut der Universität der Zoologie zu und hörte Vorlesungen oder nahm teil an Kursen bei R. Hertwig, Maas, Doflein, Goldschmidt, Rothpletz. Im Institute Herrn Geheimrat R. Hertwigs wurde auch die vorliegende Dissertation ausgeführt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.